

Л.В.КРУШИНСКИЙ

Избранные
труды

ЭВОЛЮЦИОННО-
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ
ПОВЕДЕНИЯ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ



A. G. Gamm

Л.В.КРУШИНСКИЙ

Избранные
труды

ЭВОЛЮЦИОННО-
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ
ПОВЕДЕНИЯ



МОСКВА "НАУКА"

1991

УДК 591.1

**Эволюционно-генетические аспекты поведения: Избранные труды / Л.В. Крушинский. — М.: Наука, 1991. — 259 с.
ISBN 5-02-005452-6.**

В книге представлены теоретические и экспериментальные работы крупного ученого — физиолога, генетика, этолога, посвященные изучению закономерностей формирования поведения в процессе филогенетического и онтогенетического развития организма.

Для физиологов, биологов, медиков, психологов, лиц, интересующихся проблемами поведения животных.

Ответственные редакторы:

**член-корреспондент АН СССР Т.М. ТУРПАЕВ
кандидат биологических наук А.Ф. СЕМИОХИНА**

Рецензенты:

**профессор В.А. Голиченков
доктор биологических наук Д.А. Сахаров**

К $\frac{1901000000-128}{042(02)-91}$ 390—91, II полугодие

**©Издательство "Наука",
1991**

ISBN 5-02-005452-6

ПРЕДИСЛОВИЕ

Леонид Викторович Крушинский (1911–1984) – член-корреспондент АН СССР, лауреат Ленинской премии, профессор Московского государственного университета – оставил богатое научное наследие в различных областях биологической науки: фенотипике, физиологии высшей нервной деятельности, патофизиологии, генетике поведения, этологии. Он создал оригинальные научные направления, получившие мировое признание.

В настоящий том избранных трудов вошли ранние работы Л.В. Крушинского, выполненные в 30–40-е годы, не потерявшие своей актуальности и сегодня, и более поздние теоретические работы, имеющие общепсихологическое и философское значение, а также статьи по этологии. Еще для ранних его работ характерен не только глубокий анализ современной литературы по излагаемому вопросу, но и выражение собственной позиции исследователя, всегда строго аргументированной, опирающейся на эволюционное учение.

Главная тема научных исследований Л.В. Крушинского – изучение закономерностей формирования поведения в процессе индивидуального и исторического развития с использованием генетических методов. В целом ряде работ, вошедших в данный том («Наследственное "фиксирование" индивидуально приобретенного поведения животных и происхождение инстинктов», «Роль наследственности и условий воспитания в проявлении и выражении признаков поведения у собак» и др.), рассматривая значение врожденных и индивидуально приобретенных признаков в поведении, он приходит к выводу, что нет чисто врожденных и чисто приобретенных реакций поведения. Формирование каждой реакции осуществляется в результате тесного взаимодействия внешних и внутренних факторов. Поведенческие акты реализуются в соответствии с врожденными возможностями организма, в свою очередь, наследственная реализация поведения происходит в соответствии с внешними условиями.

Рассмотрен вопрос о путях формирования целесообразности инстинктивного поведения, в основе которого лежит естественный отбор по врожденным наклонностям. Если в популяции возникает биологическая необходимость в выполнении какой-либо индивидуально приобретенной реакции поведения, то естественному отбору подвергаются те особи, у которых есть для этого генотипические предпосылки, и данная реакция выполняется ими быстрее.

В статье «Исследование по фенотипике признаков поведения у собак» Л.В. Крушинский подверг экспериментальному анализу причины возникновения оборонительного поведения у собак. Используя генетический метод, он расчленил оборонительное поведение на составляющие компоненты и показал, что оборонительная реакция зависит от уровня

возбудимости нервной системы животного. При низкой возбудимости акты поведения, предпосылки которых обусловлены генетически или соответствующими условиями воспитания, могут не проявиться. Этот важный вывод о значении уровня возбудимости для проявления и выражения поведенческих реакций Л.В. Крушинский позднее распространил и на патологическое поведение, а также на деятельность человека.

Большой интерес представляет работа "Физиолого-генетические проблемы сложных форм поведения в норме и патологии", в которой Л.В. Крушинский показывает роль центральных механизмов в формировании особенностей поведения и значение генетики для невропатологии и психиатрии. Он поднимает проблему генетической связи между талантливостью людей и нервно-психическими заболеваниями с точки зрения возбудимости мозга. Чем выше возбудимость, тем больше вероятность проявления различных особенностей поведения в фенотипе. Таким образом, вопрос о значении мозговых механизмов в фенотипическом выражении отдельных генотипически обусловленных особенностей поведения перерастает в более общую проблему — о значении регуляторных механизмов в фенотипической гетерогении поведения. Исходя из того, что перевозбужденный мозг служит главнейшим источником тяжелых патологий, Л.В. Крушинский видит в управлении уровнем возбудимости целого мозга одно из наиболее актуальных направлений регуляции фенотипической изменчивости поведения в норме и патологии.

Концепция об уровне возбудимости мозга как модификаторе поведения оказалась весьма плодотворной. Она позволила создать в дальнейшем линию высоковозбудимых со слабым тормозным процессом крыс — линию Крушинского—Молодкиной (КМ), дающую в ответ на звук целый ряд патологических состояний: эпилептиформный судорожный припадок, миоклонический гиперкинез, острые нарушения кровообращения. Создание линии КМ обусловило возможность широких патофизиологических исследований, на основании которых Л.В. Крушинский дал теоретическую разработку механизма рефлексорной эпилепсии и сопутствующих ей патологий. Подробное изложение исследований дано в книге Л.В. Крушинского "Формирование поведения животных в норме и патологии" (1960), переведенной в США в 1962 г. Крысы КМ до сих пор остаются уникальной моделью и не имеют себе равных в мировой коллекции лабораторных животных. Они широко используются во многих лабораториях Советского Союза и за рубежом.

Л.В. Крушинский в течение 10 лет работал в Колтушах по изучению генетики высшей нервной деятельности собак, начатом еще при жизни И.П. Павлова. Его исследования, выполненные в этот период, по существу, являются первыми в нашей стране исследованиями по генетике поведения и представляют собой творческое развитие наследия Павлова. Важные в научном отношении, эти работы представляют большой интерес для служебного собаководства.

В основополагающем труде "Некоторые этапы интеграции в формировании поведения" Л.В. Крушинский, подчеркивая невозможность четкого разграничения между врожденными и приобретенными реакциями,

выдвигает концепцию об унитарных реакциях. Унитарные реакции он определяет как сплав врожденных и приобретенных реакций поведения, соотношение которых не строго фиксировано. Унитарные реакции направлены на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных формах своего осуществления имеет сходный конечный результат. Безусловно рефлекторный компонент унитарной реакции отражает результат видового приспособления предшествующих поколений к условиям обитания данного вида, условнорефлекторный придает этой реакции необходимую пластичность, благодаря которой животное приспосабливается к конкретным условиям существования. Л.В. Крушинский показал пути формирования унитарных реакций и их роль в эволюции поведения.

Широко образованный ученый, Л.В. Крушинский видел перспективы развития науки о поведении в синтезе с другими науками. Эта мысль высказывается практически во всех его теоретических работах. В статье "Некоторые актуальные вопросы генетики поведения и высшей нервной деятельности" он дает глубокое обобщение достижений генетики, физиологии, нейрофизиологии, биологии развития, этологии, молекулярной биологии под углом зрения эволюционной теории. В этой работе, как и в более ранних ("Генетика и фенотипика поведения животных"), Л.В. Крушинский ставит принципиальный вопрос о генетической детерминированности функции нейрона и его роли в осуществлении поведенческого акта. Гены оказывают плеiotропное действие на особенности поведения на разных уровнях индивидуального развития особи и в то же время влияют на поведение животных в сообществах, оказывая тем самым влияние на формирование структуры популяции и ход эволюционного процесса.

Л.В. Крушинский акцентирует внимание на важности изучения генотипа в формировании личности человека, правильной постановке обучения и воспитания. К этому вопросу он возвращается и в других работах, справедливо полагая, что конечной целью любого исследования должно быть познание закономерностей деятельности мозга человека и формирование его поведения в социальной среде.

В основополагающем труде "Некоторые актуальные проблемы биологии развития поведения" Л.В. Крушинский анализирует становление сенсорных функций в онтогенезе, обращая внимание на различие во времени созревания отдельных рецепторных систем у разных таксономических групп животных. Феномен гетерохроний он рассматривает как частную приспособительную реакцию вида. В этой работе показана связь главных компонентов поведения: инстинктов, обучаемости и рассудочной деятельности с позиций нормы реакции и взаимоотношение врожденных и приобретенных реакций в формировании поведения. Л.В. Крушинский указывает, что способность к обучению является функцией организма как целого, зависящей от созревания нервной системы, от врожденной основы и формирования типологических особенностей нервной системы, находящейся в зависимости от гормональных и гуморальных факторов. Исследователь намечает пути изучения биологии развития поведения и

как один из важнейших – изучение онтогенеза высших его форм. Принцип единства формы и функции был для Л.В. Крушинского ведущим. Он считал, что в основе наследования всякого признака поведения должно лежать наследование каких-либо морфологических или химических свойств организма, уже на основе которых развивается данное поведение.

Вершиной творческой деятельности Л.В. Крушинского, безусловно, является создание учения об элементарной рассудочной деятельности животных как предыстории интеллекта человека. Им впервые дано четкое определение этой формы высшей нервной деятельности, разработаны критерии ее оценки и оригинальные методики, позволившие объективно изучать рассудочную деятельность в сравнительно-физиологическом и онтогенетическом аспектах с использованием различных методов исследования. Многолетние исследования Л.В. Крушинского и его сотрудников отражены в монографии "Биологические основы рассудочной деятельности", которая в 1988 г. была удостоена Ленинской премии и переведена в США на английский язык.

Для Л.В. Крушинского характерен широкий охват проблемы и видение основных точек роста биологической науки. Его труды отражают историзм и преемственность науки. Все это способствует формированию истинно научного мировоззрения, и в этом непреходящая ценность предлагаемых вниманию читателя исследований Леонида Викторовича Крушинского.

Большую помощь в подготовке к печати настоящего издания оказали ближайшие ученики и сотрудники Л.В. Крушинского: Д.А. Флёсс, Е.И. Очинская, З.А. Зорина, О.О. Якименко, И.И. Полетаева, Н.Б. Астаурова, Н.В. Попова, Л.С. Бондарчук, И.Б. Федотова, Л.М. Кузнецова, М.Г. Плещачева, а также А.Л. Крушинский и Н.А. Розанова. Выражаем им искреннюю признательность.

Т.М. Турпаев

А.Ф. Семиохина

ИССЛЕДОВАНИЕ ПО ФЕНОГЕНЕТИКЕ ПРИЗНАКОВ ПОВЕДЕНИЯ У СОБАК*

ВВЕДЕНИЕ

Дарвин, останавливаясь на инстинктивной деятельности животных, указывал на естественный отбор как на направляющую причину ее возникновения и развития. Подойдя к сложному и наиболее запутанному вопросу поведения животных, Дарвин применял к нему те же категории, какие применялись к признакам строения животных. Дарвин впервые со всей ясностью показал, что поведение подчиняется тем же закономерностям, что и организм животного в целом. И это положение, следующее из работ Дарвина, о том, что признаки поведения можно изучать теми же методами, какими изучаются все телесные особенности организма, было окончательно и блестяще доказано Павловым и его школой.

Школа Павлова дала четкий анализ закономерностей, наблюдающихся в коре больших полушарий животного. Но остается еще большая группа прирожденных особенностей поведения, которую нельзя всецело изучить физиологическими методами, которую необходимо изучать в ее историческом возникновении, а одним из таких методов является метод генетического анализа и изучения наследственного осуществления признаков поведения.

Настоящая работа ставит целью при помощи синтеза физиологического и генетического методов исследовать фенотипическое проявление и выражение оборонительных реакций у собак.

Несколько лет назад я столкнулся с интересным явлением. Речь идет о проявлении резко выраженной пассивно-оборонительной реакции (трусости) у гибридов первого поколения, получившегося от скрещивания гилацких лаек с немецкими овчарками. Три кобеля гилацких лаек, привезенные из районов р.Амур, не обладавшие пассивно-оборонительной реакцией (трусостью), скрещивались три последующих года с различными немецкими овчарками, также не обладавшими данной реакцией поведения (имевшими активно-оборонительную реакцию — злобность); они дали потомство в количестве 25 экз. с явно выраженной пассивно-оборонительной реакцией (родословная № 1) (рис. 1). Поведение получившихся гибридов весьма характерно: при подходе незнакомого лица собаки быстро убегали с поджатым хвостом и прижатыми ушами, забивались в темный угол; зрачки у них сильно расширялись, мускулатура титанически напрягалась, наблюдался ясно выраженный тремор, температура тела поднималась, доходя в некоторых случаях до 40°.

Такое поведение характерно для большинства гибридов, но у некоторых из них все эти симптомы трусости выражены менее резко. Относить

*Биол. журн. 1938. Т. 7, № 4. С. 869—892.

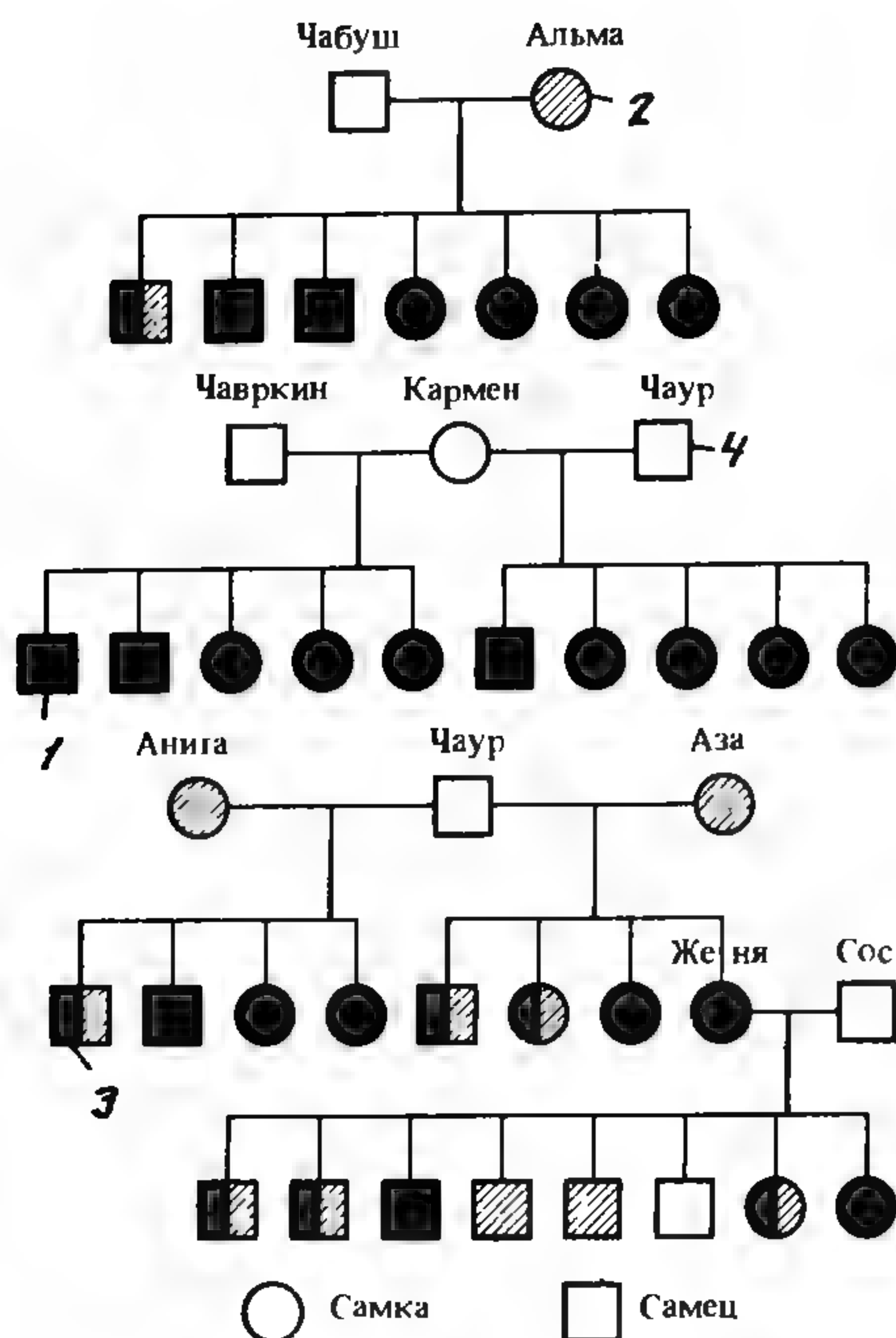


Рис. 1. Родословная № 1

Указанные в рисунке обозначения относятся ко всем родословным. 1 — пассивно-оборонительная реакция; 2 — активно-оборонительная реакция; 3 — одновременное наличие обеих оборонительных реакций; 4 — отсутствие обеих оборонительных реакций

данную реакцию поведения всецело за счет условий воспитания было трудно, так как собаки других пород, воспитывающиеся в тех же условиях, ею или не обладали, или обладали в менее резко выраженной форме. Подобное проявление резко выраженной трусости по отношению к человеку мне удалось наблюдать у гибридов волка с собакой, находящихся в Московском зоопарке. Эти гибриды были гораздо трусливее, чем обычные волки, находящиеся там же. Относительно гибридов волков с

собаками у практиков собаководов имеется совершенно определенное мнение о постоянном проявлении у них более резко выраженной трусости, чем у волков.

Адамец указывает также на наблюдение овцеводов Патагонии, что склонность к одичанию наиболее характерна для гибридов овчарок.

Все это наводит на мысль, что во всех этих случаях наблюдается возникновение в результате гибридизации какого-то типа нервной деятельности, обуславливающей наиболее резкое выражение определенной реакции поведения.

В настоящей работе сделана попытка более подробно проанализировать причину возникновения оборонительных реакций у собак.

РАБОЧАЯ ГИПОТЕЗА

Возникновение пассивно-оборонительной реакции в потомстве при скрещивании гиляцких лаек с немецкими овчарками, с одной стороны, и более резкое проявление трусости от скрещивания волка с собаками — с другой, наводят на мысль о том, что в обоих случаях мы имеем дело с явлением одного и того же порядка. В случае гибридов волка с собакой мы имеем все основания предполагать, что трусость унаследована ими от волков (так как сами волки обладают ею) и только каким-то образом усиливается в результате гибридизации. Общим, бросившимся мне в глаза при сопоставлении обоих типов скрещиваний, явилась малая возбудимость волков и гиляцких лаек по сравнению с обычными породами собак.

Описание возбудимых собак мы берем у И.П. Павлова: "Это животные в высшей степени суетливые, все обнюхивающие, все рассматривающие, быстро реагирующие на малейшие звуки при знакомстве с людьми, а знакомятся они очень легко, надоедливые своей навязчивостью, которых ни окриками, ни легкими ударами не удастся усмирить". С этими свойствами сочетается чрезмерная легкость возникновения у этих собак голосовой реакции, малейшее возбуждение вызывает обычно взрыв визга, лая. Кроме того, следует отметить хаотичность, беспорядочность движений, возникающих у них при любом возбуждении. Противоположностью возбудимых собак являются спокойные, флегматичные животные, у которых трудно вызвать бурные взрывы возбуждения. Поведение таких животных характеризуется отсутствием общей экспансивности, присущей возбудимым собакам. Вот именно к этому (маловозбудимому) типу я отношу волка, и наиболее резко это выражено у гиляцких лаек. В случае скрещивания волков с собаками резкое выражение трусости у гибридов я объясняю тем, что от волков наследуется пассивно-оборонительная реакция, а от собак – повышенная возбудимость. В этой комбинации оборонительной реакции с повышенной возбудимостью нервной системы происходит усиление ее выражения, что проявляется в большей трусости гибридов по сравнению с волками. При приложении этой схемы к случаю скрещивания гиляцких лаек с немецкими овчарками мы сталкиваемся с некоторыми трудностями ввиду того, что ни у гиляцких лаек, ни у немецких овчарок, употреблявшихся в данном скрещивании, нет заметно выраженной пассивно-оборонительной реакции.

Малая возбудимость гиляцких лаек привела к предположению, что у них имеется в скрытом состоянии пассивно-оборонительная реакция, не выявляющаяся ввиду малой возбудимости этих собак. При их скрещивании с возбудимыми немецкими овчарками возникает такая же комбинация, как и в случае скрещивания волков с собаками: комбинация пассивно-оборонительной реакции с повышенной возбудимостью, что приводит к резкому выражению трусости у гибридов.

Обозначая пассивно-оборонительную реакцию (трусость) через Т, отсутствие трусости через т, повышенную возбудимость через В и малую возбудимость через в, имеем в случае скрещиваний:

Волков		с	собаками:	
Волк			Собака	
ввТТ		Х	ВВтт	
Малая возбудимость			Повышенная возбудимость	
Незначительная трусость			Отсутствие трусости	
Гибриды				
ВвТт				
Повышенная возбудимость				
Резко выраженная трусость				
Гиляцких лаек с немецкими овчарками:				
Гиляцкая лайка			Немецкая овчарка	
ввТТ		Х	ВВтт	

Малая возбудимость

Повышенная возбудимость

Нетрусливая

Нетрусливый

Гибриды

ВвТт

Повышенная возбудимость

Резко выраженная трусость

Итак, основными допущениями, сделанными в данной схеме, являются, по-первых, предположение о возможности наследования пассивно-оборонительной реакции и повышенной возбудимости, во-вторых, предположение, что определенная реакция поведения, в данном случае пассивно-оборонительная, в своем фенотипическом проявлении и выражении зависит от определенной степени возбудимости животного и в случае малой его возбудимости может совершенно не проявиться.

Для оправдания этой гипотезы была предпринята работа в трех направлениях: 1) проверка того, являются ли действительно гибриды от скрещивания гиляцких лаек с немецкими овчарками возбудимыми; 2) проверка того, может ли пассивно-оборонительная реакция быть обусловлена наследственностью и каков характер этого наследования; 3) проверка предложенной рабочей гипотезы, согласно которой гиляцкие лайки обладают пассивно-оборонительной реакцией путем искусственного изменения их возбудимости.

В следующей части изложен фактический материал и результаты проведенной работы в трех указанных направлениях.

МЕТОДИКА И РЕЗУЛЬТАТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ ГИБРИДОВ

Пассивно-оборонительная реакция гибридов гиляцких лаек и немецких овчарок выражена, как было указано выше, очень резко. Приближение незнакомого человека к клетке, в которой находится собака, вызывает резко выраженную пассивно-оборонительную реакцию, подавляющую проявление остальных реакций поведения животного, что чрезвычайно затрудняет определение общей возбудимости. Необходимо было преодолеть это затруднение. Замечено, что гибриды, как и вообще все собаки с пассивно-оборонительной реакцией, совершенно не боятся постоянно ухаживающего за ними человека. В его присутствии, если нет никого постороннего, они ведут себя как собаки, не обладающие пассивно-оборонительной реакцией. Поэтому было решено использовать хозяина в качестве раздражителя для определения возбудимости.

Большинство собак бурно встречают приход хозяина, впадая в сильное возбуждение, выражающееся в лае, визге, бегании, прыгании на него. В то же время имеются собаки, довольно спокойно реагирующие на приход хозяина, почти не впадающие в возбуждение. Конечно, можно предположить, что различная степень реакции собаки на приход хозяина зависит от ее привязанности к нему. Но мне кажется, что это имеет меньшее значение по сравнению со степенью возбудимости собаки, так как

**Таблица 1. Наследование возбудимости у гибридов
гиляцких лаек (отец) и немецких овчарок (мать)**

Отцы		Матери		Гибриды		
Кличка	Возбудимость	Кличка	Возбудимость	Кличка	Пол	Возбудимость
Чаур	в	Аза	В ₁	Жук	♂	В ₂
				Женя	♀	В ₁
				Жилка	♀	В ₂
				Жамка	♀	В ₁
Чаур	в	Кармен	В ₁	Живчик	♂	В ₁
				Жужу	♀+	В ₁
				Живая	♀	В ₁
				Жури	♀	В ₁
				Жучка	♀	Возбудима
Чаур	в	Анита	Возбудима	Ездок	♂	В ₁
				Ефрат	♂	В ₂
				Эпоха	♀	В ₁
				Эра	♀+	В ₁
Чавркин	в	Кармен	В ₁	Зинка	♀	В ₁
				Зима	♀	В ₁
				Зара	♀	В ₁
				Закал	♂	В ₁
				Зер	♂	В ₂
Чабуш	в	Альма	В ₁	Журьба	♀	В ₁
				Жильда	♀	В ₁
				Жизнь	♀	В ₁
				Жар	♂	В ₂
				Занда	♀	В ₂
				Зюд	♂	В ₂
				Закал	♂	В ₂

возбудимые особи без оборонительных реакций бурно встречают приход даже незнакомого человека, впадая в сильное возбуждение.

Отсюда мне кажется возможным пользоваться хозяином в качестве раздражителя для определения возбудимости собаки. Так как гибриды не боятся хозяина и ведут себя с ним совершенно свободно, наблюдая за их поведением при приходе хозяина (из такого места, чтобы собаки не подозревали о присутствии наблюдателя), можно составить представление о степени их возбудимости.

Условно, по реакции на приход хозяина, мы разбили собак по возбудимости на три группы: 1) собак сильно возбудимых (обозначаемых В₁); 2) собак средне возбудимых (обозначаемых В₂); 3) собак мало возбудимых (обозначаемых в).

Конечно, метод такого определения возбудимости, основанный на субъективной оценке, являлся далеко не безукоризненным по своей точности, но он был возможным в тех условиях, в которых проводилась работа, и, кроме того, освобождал от тормозного влияния на поведение собаки со стороны пассивно-оборонительного рефлекса.

В табл. 1 приведены данные результатов определения возбудимости гиляцких лаек, немецких овчарок и их гибридов.

Из этой таблицы видно, что все гибриды оказались или подобно немецким овчаркам сильно возбудимыми, или средне возбудимыми, но все они были возбудимее своих отцов — гиляцких лаек. Этот факт вполне согласуется с рабочей гипотезой о том, что гибриды наследуют возбудимость от своих матерей — немецких овчарок. Что в данном случае имелось наследование повышенной возбудимости, кажется весьма вероятным, тем более что литературные данные согласуются с нашим материалом. Так, Адамец указывает на наследование у собаки повышенной возбудимости, нервозности как неполного доминантного признака. Ссылаясь на работы Гофмана, он отмечает, что горячий возбудимый темперамент у лошадей наследуется как доминантный признак.

Какой тип наследования был в нашем случае у гибридов гиляцких лаек и немецких овчарок, полного или частичного доминирования возбудимости, является для данной работы не столь актуальным. Для подтверждения рабочей гипотезы важно только, что гибриды оказались более возбудимыми, чем гиляцкие лайки.

Итак, на первый пункт принятой рабочей гипотезы о большей возбудимости гибридов, чем их отцов — гиляцких лаек, на основании приведенного материала можно ответить утвердительно.

ДАННЫЕ ПО НАСЛЕДСТВЕННОСТИ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ

Для доказательства второго положения нашей рабочей гипотезы о возможности наследования пассивно-оборонительной реакции было необходимо исследовать, наследуется ли пассивно-оборонительная реакция у собак и в положительном случае установить способ ее наследования.

Материалом для этого послужили 300 собак (главным образом немецкие овчарки и эрдельтерьеры, принадлежащие как ведомственным питомникам, так и частным лицам). Так как, согласно нашей рабочей гипотезе, у мало возбудимых собак пассивно-оборонительная реакция может не проявляться, что может очень затруднить картину наследования, нами были взяты наиболее возбудимые породы и пометы, чтобы избежать возможности не проявления пассивно-оборонительной реакции у мало возбудимых собак.

Как было сказано выше, несколько гибридов обладали наряду с явно выраженной пассивно-оборонительной и активно-оборонительной реакцией. Это наводило на мысль, что она была ими унаследована от их матерей — немецких овчарок, которые обладали этой реакцией.

Для проверки этого предположения учитывалось также при сборе генетического материала и наличие активно-оборонительного рефлекса.

При сборе генетического материала я столкнулся со следующим зат-

руднением; было трудно у очень трусливых особей обнаружить наличие активно-оборонительной реакции. И наоборот, у очень злобных особей трудно было обнаружить наличие пассивно-оборонительной реакции.

До сих пор, насколько мне известно, работ по наследованию безусловных рефлексов у собак очень мало, несмотря на то что у них имеется большое разнообразие различных реакций поведения. Можно указать на небольшую работу Уитней (Whitney, 1929), в которой исследовалось наследование гона (trail barking) собак. Работа произведена на очень небольшом материале, но все же автор считает, что тенденция к лаю на следу зверя наследуется как доминантный признак. Но, несмотря на то что от скрещивания с гончими всегда рождается лающее на следу зверя потомство, интонация лая, характерная для гончих, не наследуется.

Хемфри и Уорнер (Humphrey, Warner, 1934) изучали наследование признаков поведения, и в частности оборонительных реакций у собак. На основании своих данных они приходят к выводу, что боязнь сильных звуков (ear sensitivity) и сильных тактильных раздражителей (body sensitivity) являются независимыми наследственными признаками, определяющимися рецессивными факторами, зависимыми в значительной степени в своем проявлении от условий предшествующей жизни собаки.

На других животных по наследованию оборонительных реакций имеется также некоторое количество работ. В основном эти работы произведены на крысах и мышах. Иеркс (Yerkes, 1913), проводя работу на крысах, считает, что злобность, дикость и трусость являются наследственными признаками.

Кобурн (Coburn, 1922), работая на мышах и имея большой материал (1300 особей), пришел к выводу о возможности наследования "дикости" по менделевской схеме. Он считает, что этот признак определяется не одним, а несколькими наследственными факторами.

Садовникова-Кольцова (1925, 1928, 1931), работая с крысами, показала различное поведение в лабиринте животных, происходящих от диких и ручных крыс.

Даусен (Dawson, 1932) работал с наследованием "дикости" и "одомашненности" у мышей. На большом материале (3376 животных), применяя точную методику учета интенсивности реакций, автор показал, что "дикость" является у мышей обычным доминантным менделевским признаком, на выражение которого влияет несколько модификаторов. В этой работе получены цифры, столь близкие к ожидаемым, что не остается сомнения в правильности вывода автора.

Филипс (Phillips, 1912), скрещивая различные породы уток, показал, что пугливость у них обуславливается генетически, но значительное влияние оказывают также и условия содержания. Таким образом, эти, хотя и немногочисленные, работы указывают на возможность наследования оборонительных реакций у различных животных, в частности у собак.

ПАССИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ

Пассивно-оборонительная реакция не является чем-то однородным: разные собаки могут проявлять пассивно-оборонительную реакцию на весьма различные раздражители.

В настоящей работе учитывался специфический тип пассивно-оборонительной реакции по отношению к незнакомому человеку. В качестве раздражителя для ее выявления я пользовался собой как незнакомым лицом для собак. Почти всех собак генетического материала данной работы я обследовал сам. Несколько собак хотя я сам и не видел, но имею о них совпадающие сведения от нескольких лиц, так что, очевидно, сомневаться в их правильности не приходится.

Собирая материал по наследованию пассивно-оборонительной реакции, я столкнулся с большими затруднениями, так как у собак наблюдается очень большая изменчивость по этому признаку. Между собаками, панически боящимися людей, и собаками с едва заметно выраженной трусостью имеется непрерывный ряд переходов. Выделить среди трусливых собак какие-либо константные группы по степени проявления пассивно-оборонительной реакции весьма затруднительно, так как все эти группы соединены бесчисленными переходами.

Более четко можно разделить собак на обладающих пассивно-оборонительной реакцией и не обладающих ею, но и то попадают особи, у которых оборонительная реакция выражена столь слабо, что затрудняешься отнести ли эту собаку к группе с пассивно-оборонительной реакцией или без нее. Пометы с такими особями я старался исключать из об-

Таблица 2. Скрещивание пассивно-оборонительных особей

Родители	Число потомков		
	с пассивно-оборонительной реакцией	без пассивно-оборонительной реакции	Всего
С пассивно-оборонительной реакцией	45	4	49
× с пассивно-оборонительной реакцией			

Таблица 3. Скрещивание пассивно-оборонительных собак с собаками без пассивно-оборонительной реакции

Родители	Число потомков		
	с пассивно-оборонительной реакцией	без пассивно-оборонительной реакции	Всего
С пассивно-оборонительной реакцией	61	53	114
× без пассивно-оборонительной реакции			

Таблица 4. Скрещивание собак без пассивно-оборонительной реакции между собой

Родители	Число потомков		
	с пассивно-оборонительной реакцией	без пассивно-оборонительной реакции	Всего
Без пассивно-оборонительной реакции	9	52	61
× без пассивно-оборонительной реакции			

рабатываемого материала; мной обрабатывались пометы с достаточно выраженной трусостью (то же делалось и при сборе материала по активно-оборонительной реакции), но, конечно, несмотря на это, при отнесении собаки в ту или другую группу возможны ошибки, вызванные субъективной оценкой, которой определялись данные реакции поведения.

Таким образом, в настоящей работе генетический материал разбит на две группы: на собак, обладающих пассивно-оборонительной реакцией, и на собак, не обладающих ею, не учитывая интенсивности ее проявления.

В табл. 2 сведены данные по скрещиванию между собой собак, обладающих пассивно-оборонительной реакцией. Как видно, подавляющее большинство потомства пассивно-оборонительных собак обладают также этой реакцией. Допуская, что пассивно-оборонительная реакция является преобладающим признаком, рождение 4 нетрусливых особей можно объяснить результатом расщепления.

В результате скрещивания собак с пассивно-оборонительной реакцией с нетрусливыми особями рождаются как трусливые, так и нетрусливые собаки. В табл. 3 сведены данные этих скрещиваний. Как видно, от скрещивания пассивно-оборонительных собак с нетрусливыми особями рождаются как трусливые, так и нетрусливые потомки. От скрещивания между собой собак, не обладающих пассивно-оборонительной реакцией, родится преобладающее большинство особей, также не имеющих пассивно-оборонительной реакции (табл. 4).

Из табл. 4 видно, что от скрещивания нетрусливых особей между собой родятся большинство нетрусливых потомков. Возникновение при этом некоторого числа трусливых особей, по всей вероятности, следует отнести за счет фенотипически возникающей трусости в результате плохих условий содержания (о возможности ее проявления будет сказано ниже).

Подводя итоги всему сказанному выше, можно, как нам кажется, с большой вероятностью говорить о том, что наследственность принимает участие при возникновении пассивно-оборонительной реакции или склонности к ее появлению у собак¹.

¹Возможно, наследуется не пассивно-оборонительная реакция собак, а слабый тип нервной системы, и лишь на его фоне развивается пассивно-оборонительное поведение.

Таблица 5. Скрещивание активно-оборонительных собак

Родители	Число потомков		
	с активно-оборонительной реакцией	без активно-оборонительной реакции	Всего
С активно-оборонительной реакцией	21	2	23
Х с активно-оборонительной реакцией			

Таблица 6. Скрещивание собак с активно-оборонительной реакцией с собаками без активно-оборонительной реакции

Родители	Число потомков		
	с активно-оборонительной реакцией	без активно-оборонительной реакции	Всего
С активно-оборонительной реакцией	42	28	70
Х без активно-оборонительной реакции			

Приведенные данные говорят также о возможности наследования пассивно-оборонительной реакции как доминантного (или неполностью доминантного признака), но все же различные условия содержания собак, отсутствие точной объективной методики учета заставляют делать подобные выводы с большой осторожностью.

АКТИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ

При учете собак с активно-оборонительной реакцией мы столкнулись с большим затруднением: выше уже отмечалось, что имеется непрерывный ряд переходов от собак с наличием пассивно-оборонительной реакции к собакам без таковой. Для активно-оборонительной реакции провести границу между собаками с наличием этой реакции и без нее еще труднее. От собак, непродолжительно лающих только при дразнении, и до собак с резко выраженной активно-оборонительной реакцией, кидающихся на всякого незнакомого человека, имеется непрерывный ряд переходов. Поэтому индикатором на злобность у нас являлось не облаивание собакой незнакомого лица, а наличие у нее хватки, т.е. попыток укусить незнакомого человека. Некоторые собаки с наличием хватки при подходе к ним незнакомого человека не выражают попыток нападения на него, но стоит только сделать резкое движение или замахнуться, как собака сейчас же бросается, пытаясь укусить. И наоборот, встречаются особи, которые лают при подходе незнакомого человека, но при приближении и даже дразнении не делают попыток к кусанию. Но обычно обе эти реакции — облаивание и хватка — встречаются вместе. Собак с наличием хватки легко можно выделить в особую группу; эта группа резко отграничена от другой группы, в которую входят все остальные собаки.

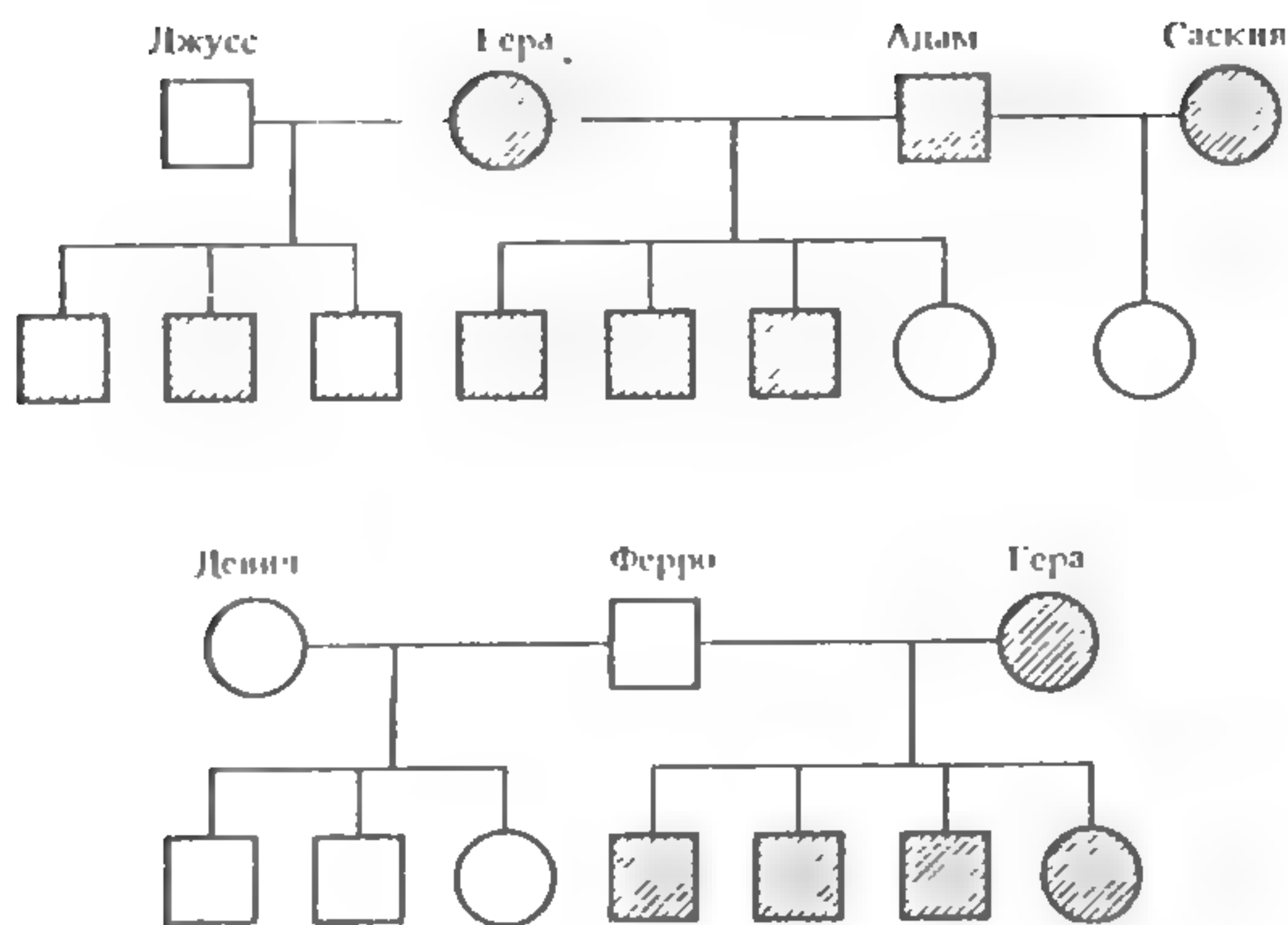


Рис. 2. Родословные № 31 (наверху) и № 32 (внизу)

Итак, в приведенном ниже генетическом материале под активно-оборонительными собаками обозначены собаки с наличием хватки.

В табл. 5 приведены данные по скрещиванию собак, обладающих активно-оборонительной реакцией, между собой. Как видно, от скрещивания собак с активно-оборонительной реакцией родятся щенята как с активно-оборонительной реакцией, так и без нее. Рождение в этих скрещиваниях собак без активно-оборонительной реакции можно объяснить результатом расщепления, принимая активно-оборонительную реакцию за доминантный признак.

В табл. 6 приведены данные по скрещиванию собак, обладающих активно-оборонительной реакцией, с собаками, не имеющими этой реакции. Как видно, данные этой таблицы также не противоречат допущению о наследовании активно-оборонительной реакции как доминантного признака.

Скрещивание между собой особей, не имеющих активно-оборонительной реакции, давало также рождение собак без активно-оборонительной реакции (табл. 7).

Итак, приведенные данные говорят о вероятности наследования активно-оборонительной реакции как доминантного признака (родословная № 31, 32) (рис. 2). Но здесь следует сказать то же, что было сказано относительно наследования пассивно-оборонительной реакции: отсутствие точной объективной методики и разные условия содержания не позволяют сделать вывод с полной категоричностью.

Таблица 7. Скрещивание собак без активно-оборонительной реакции

Родители	Число потомков		
	с активно-оборонительной реакцией	без активно-оборонительной реакции	Всего
Без активно-оборонительной реакции × без активно-оборонительной реакции	0	28	28

О ВЗАИМООТНОШЕНИИ НАСЛЕДОВАНИЯ АКТИВНО- И ПАССИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ

По форме проявления пассивно- и активно-оборонительные реакции существенно различаются. Первая выражается в убегании животного, вторая — в нападении на пришельца. Соединение этих двух реакций под общим названием "оборонительная" является, как нам кажется, довольно искусственным. По своему происхождению эти реакции, как мы полагаем, являются тоже различными. Во-первых, пассивно-оборонительная реакция в той или другой форме свойственна всем животным, особенно она развита у диких. Та пассивно-оборонительная реакция, которая изучалась в настоящей работе, наиболее резко выражена по отношению к человеку, и мы полагаем, что она в какой-то степени могла быть обязана своим происхождением той гибридизации, которая иногда ведется между некоторыми породами собак и волком. Основной наш генетический материал базировался на немецких овчарках, так как среди них наиболее часто встречаются трусливые собаки. И именно немецкие овчарки наиболее часто скрещиваются с волками (в нашем генетическом материале нам пришлось встретиться с несколькими собаками, которые были недалекими потомками волка). Во-вторых, трусость может быть приобретена во время индивидуальной жизни животного в результате неблагоприятных условий воспитания собак.

Что касается активно-оборонительной реакции в той форме, в какой она встречается у собак, то, по всей вероятности, она возникла в результате искусственного отбора как полезного для человека признака собак. Если, действительно, эти реакции поведения различны по своему происхождению, то можно ожидать и их независимого наследования.

Наш генетический материал, хотя и не может ответить полностью на этот вопрос, все же говорит о большой вероятности независимого наследования этих признаков. Возникновение злобно-трусливых особей (родословные № 2, 4, 9 на рис. 3—5) при скрещивании злобной с трусливой собакой легче всего объясняется при допущении независимого наследования этих двух признаков. Расщепление в потомстве злобно-трусливых особей при скрещивании с собаками различного поведения на злобных, злобно-трусливых и трусливых (родословные № 4, 9, 3, 7, 8 на рис. 4—8) говорит также о независимом наследовании данных реакций.

ОПЫТЫ ПО ИСКУССТВЕННОМУ ИЗМЕНЕНИЮ ВОЗБУДИМОСТИ

Как уже было сказано, мы предположили, что резкое проявление пассивно-оборонительной реакции у гибридов лаек и немецких овчарок возникает в результате сочетания этой реакции с повышенной возбудимостью собаки. У гильяцких лаек эта реакция не проявляется ввиду малой их возбудимости. Итак, согласно принятой рабочей гипотезе, проявление данной реакции поведения зависит от степени общей возбудимости животного. По-видимому, можно ожидать усиления ее выражения при искусственном повышении возбудимости собаки и ее проявления, если она не находит своего выражения, из-за малой возбудимости живот-

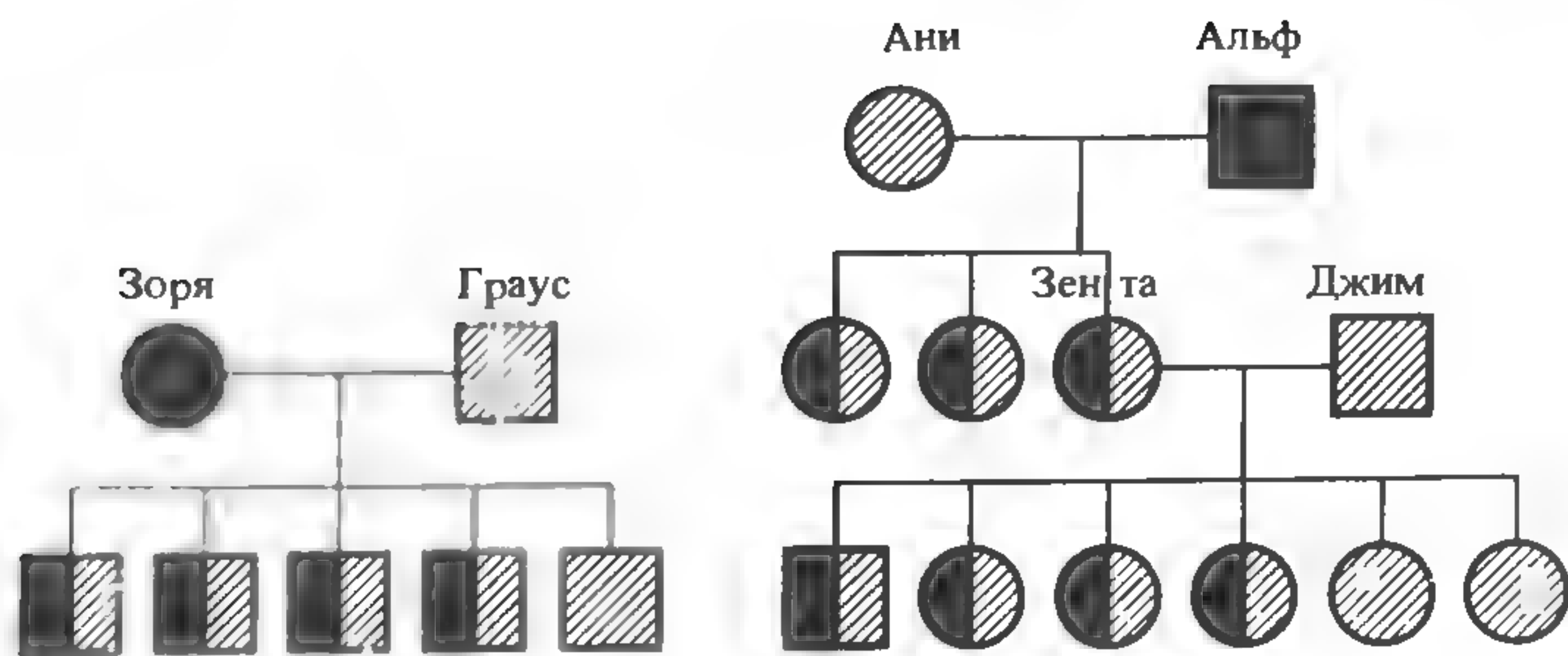


Рис. 3. Родословная № 2

Рис. 4. Родословная № 4

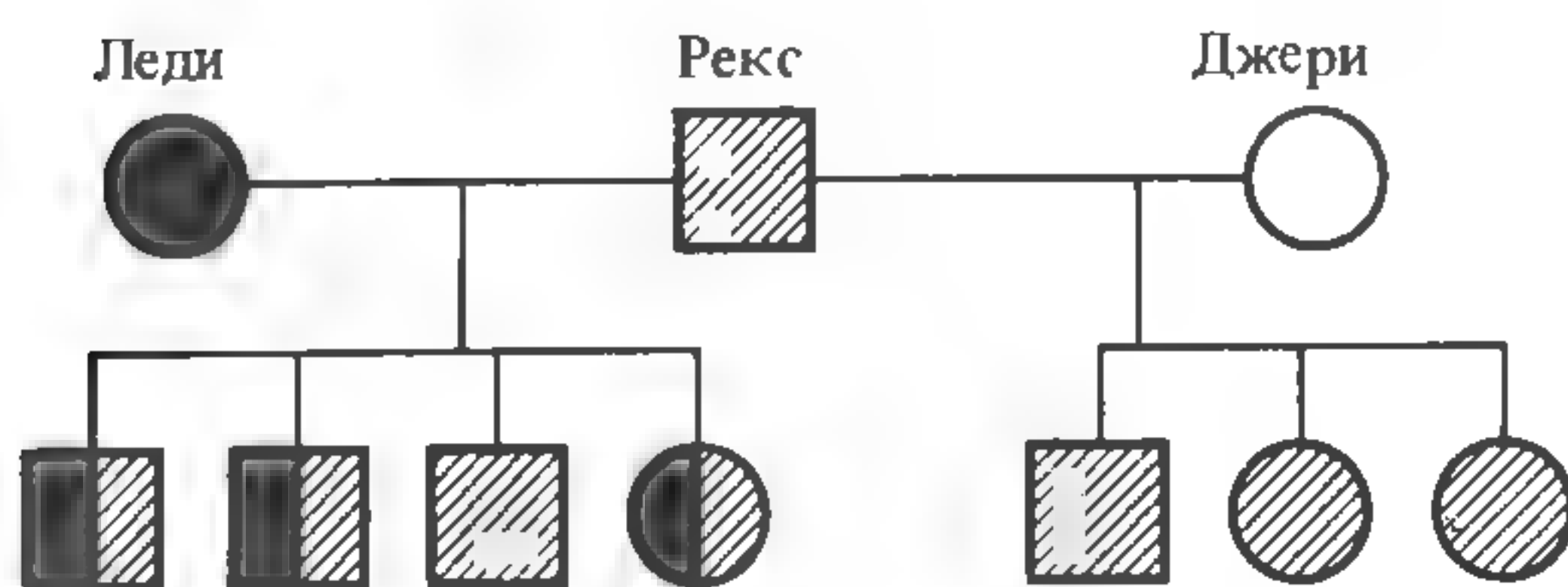


Рис. 5. Родословная № 9

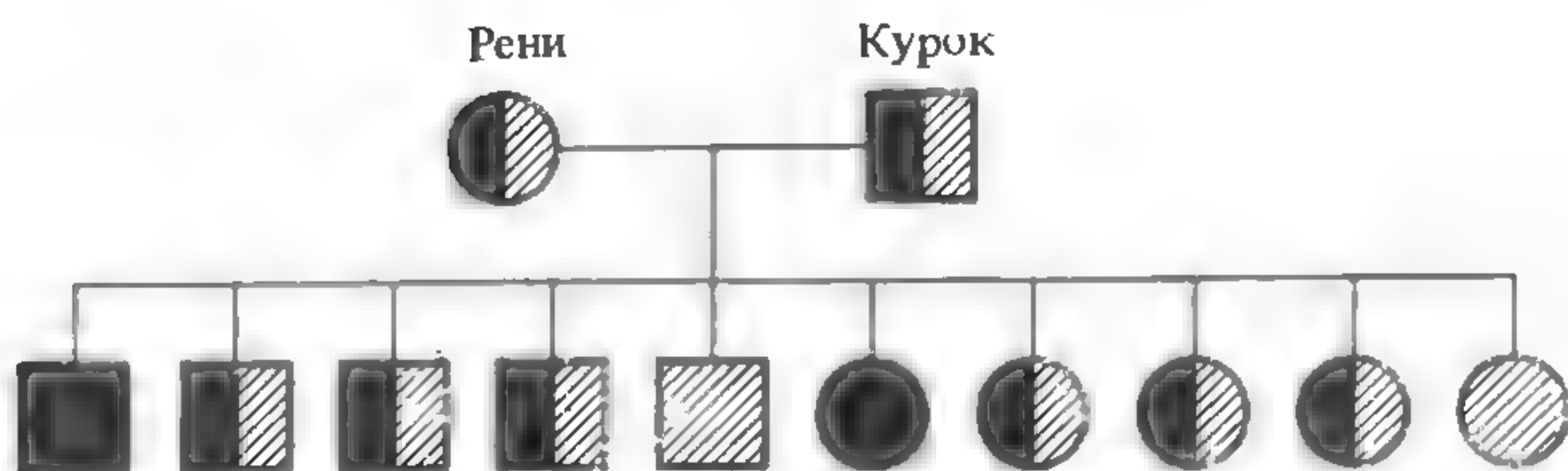


Рис. 6. Родословная № 3

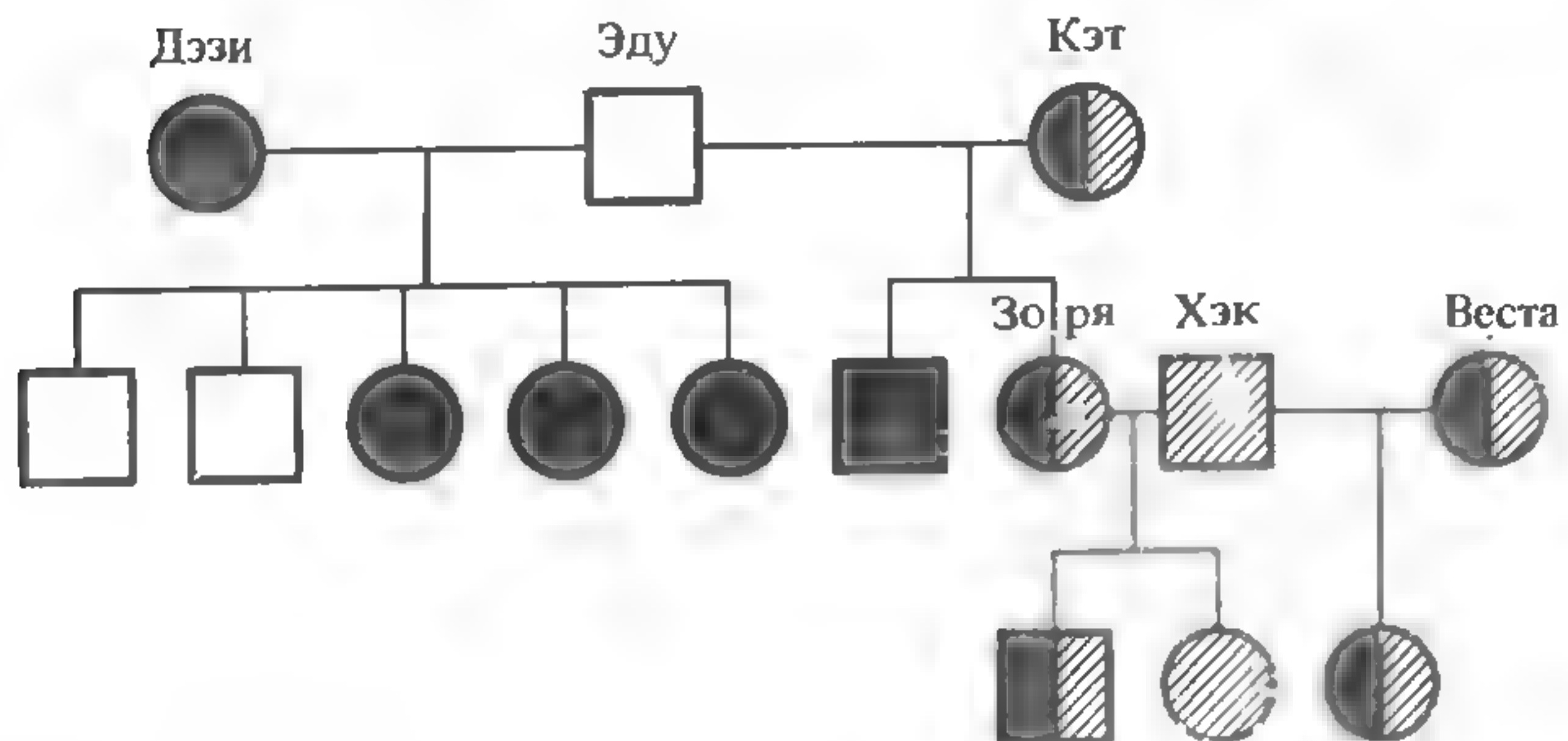


Рис. 7. Родословная № 7

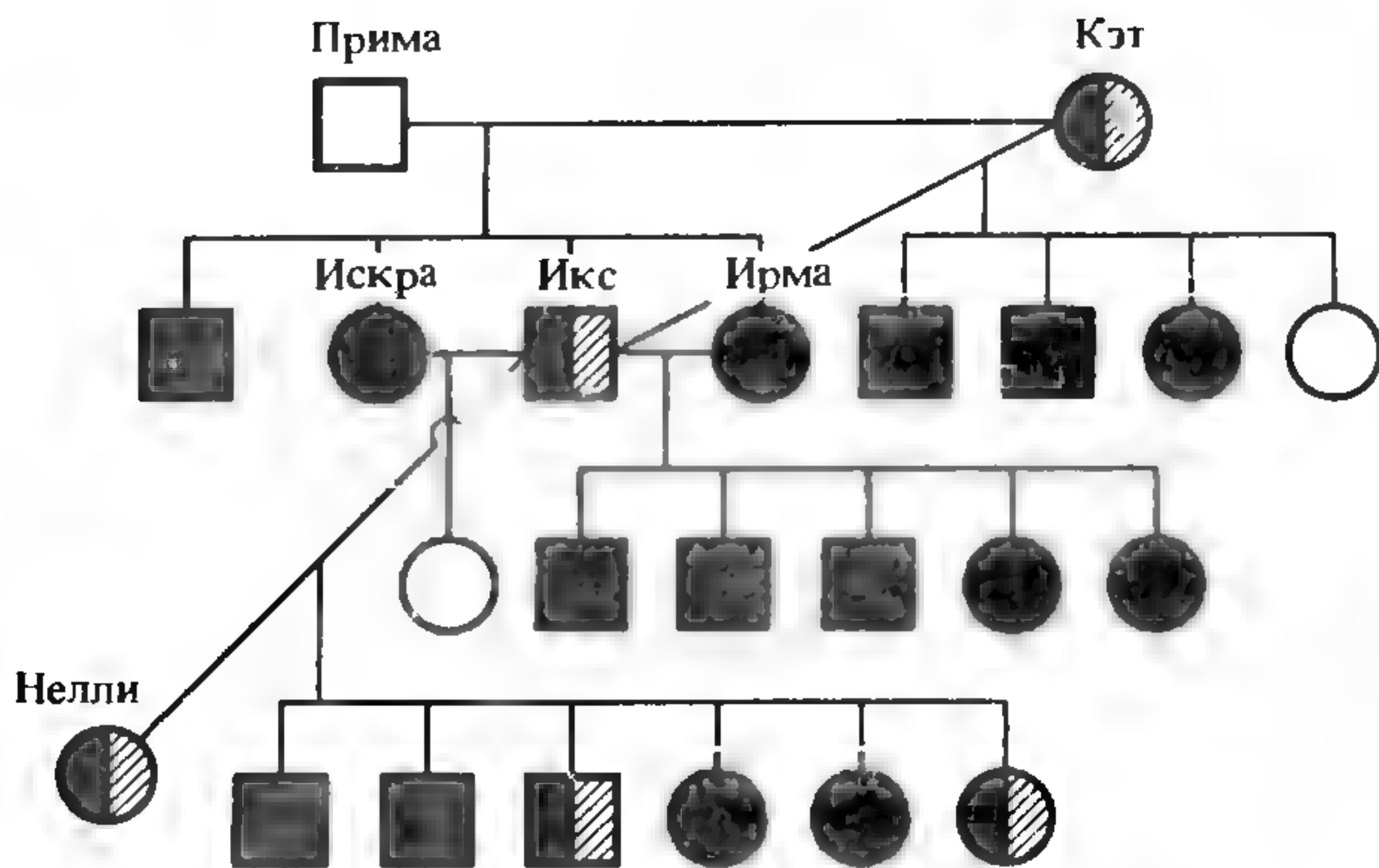


Рис. 8. Родословная № 8 (справа)

ного (что имело место, согласно нашему предположению, с пассивно-оборонительной реакцией у гиляцких лаек).

В качестве вещества, повышающего возбудимость, был применен кокаин, инъецируемый в дозе 0,0025 на 1 кг веса собаки. Изменение в поведении собак начиналось через 20–30 мин после инъекции и продолжалось около 1 ч, после чего бесследно проходило.

Вначале для проверки возбуждающего действия кокаина были взяты сильно- и средневозбудимые собаки, не обладающие оборонительными реакциями. У этих собак инъекция кокаина должна была повысить только общую возбудимость, так как, согласно нашей рабочей гипотезе, если бы у них были оборонительные реакции, они выявились бы уже при нормальной возбудимости.

В табл. 8 представлены результаты инъекции кокаина. Во всех случаях, кроме последнего, в котором собака после инъекции впала как бы в каталептическое состояние, наблюдалось усиление проявления возбудимости собак, выражающееся в сильном беспокойстве, лае, визге, бегании по клетке, прыгании и т.п. После этих опытов приступили к опытам с гиляцкими лайками. Ожидалось, что инъекция кокаина приведет к повышению возбудимости и тем самым, если верна принятая рабочая гипотеза, к проявлению пассивно-оборонительной реакции. К сожалению, ко времени, когда ставились эти опыты, 2 из 3 гиляцких лаек, взятых для гибридизации, погибли. Но в моем распоряжении еще были сука гиляцкой лайки, по своему поведению подобная тем, которые использовались для гибридизации, и ее потомок от скрещивания с зырянской лайкой, по своему поведению тоже очень близкий к гиляцким лайкам. Все эти три собаки были мало возбудимые, флегматичные животные.

В табл. 9 приведены данные с результатом инъекции кокаина этим собакам. Проявление пассивно-оборонительной реакции у этих 3 собак и у № 1, Чавркин в особенности, полностью совпало с ожидаемым. Инъекция кокаина привела к повышению возбудимости и тем самым дала возможность проявлению пассивно-оборонительной реакции, которая до это-

Таблица 8. Результаты инъекции кокаина возбудимым собакам

№ п/п	Кличка	Пол	Порода	Поведение до инъекции	Поведение после инъекции
1	Тока	♀	Беспородная	Возбудима	Усиление возбу- мости
2	Ролан	♂	Немецкая овчарка	»	То же
3	Фрина	♀	То же	»	»
4	Качо	♂	»	»	»
5	Бур	♂	»	»	»
6	Икча	♀	»	»	»
7	Хиворка	♀	»	»	»
8	Кармен	♀	»	»	»
9	Сос	♂	Зырянская лайка	Средне возбуди- мая	»
10	Сильва	♀	Немецкая овчарка	Возбудимая	Каталептическое состояние

Таблица 9. Результаты инъекции кокаина гиляцким лайкам

№ п/п	Кличка	Пол	Порода	Поведение до инъекции	Поведение после инъек- ции	Примечание
1	Чавркин	♂	Гиляцкая лайка	Мало возбу- дим, нетрус- лив	Проявление трусости	Одна из трех ги- ляцких лаек, употреблявших- ся для гибриди- зации с немецки- ми овчарками
2	Чангуш	♀	То же	То же	То же	
3	Ингуш	♂	Гибрид ги- ляцкой и зырянской лайки	»	»	

го находилась в скрытом состоянии, о которой можно было предполагать только на основании полученного потомства.

Дальнейшие опыты по проверке рабочей гипотезы были поставлены на собаках, у которых в той или другой степени проявлялась пассивно-оборонительная реакция. Инъекция кокаина этим собакам должна была

Таблица 10. Результаты инъекции кокаина трусливым собакам

№ п/п	Кличка	Пол	Порода	Поведение до инъекции	Поведение после инъекции
1	Зюд	♂	Гибрид	Труслив	Усиление трусости
2	Полька	♀	Зырянская лайка	То же	То же
3	Буско	♂	Ненецкая лайка	»	»
4	Байдык	♂	То же	»	»
5	Пано	♂	»	»	»
6	Найда	♀	Зырянская лайка	Незначительно труслива	»
7	Паруш	♀	Гиляцкая лайка	Труслива	Без изменения

Таблица 11. Результаты инъекций кокаина активно-оборонительным собакам

№ п/п	Кличка	Пол	Порода	Поведение до инъекции	Поведение пос- ле инъекции
1	Мишка	♂	Зырянская лайка	Злобна	Усиление злобности
2	Тарзан	♂	Немецкая овчарка	То же	То же
3	Цыганка	♀	То же	»	»
4	Рекс	♂	»	»	»

привести к повышению возбудимости и тем самым к усилению выражения пассивно-оборонительной реакции. В табл. 10 приведены данные по инъекции кокаина собакам с пассивно-оборонительной реакцией. У собак, кроме № 7, пассивно-оборонительная реакция после инъекции кокаина начала проявляться резче, что и ожидалось, согласно принятой рабочей гипотезе.

Итак, проведенные опыты показали, что повышение возбудимости инъекцией кокаина ведет к проявлению пассивно-оборонительной реакции, находящейся в скрытом состоянии, а также к усилению ее выражения в том случае, если она имеется у собаки.

В дальнейшей работе возник вопрос: является ли такое взаимоотношение между пассивно-оборонительной реакцией и общей возбудимостью специфическим только для пассивно-оборонительной реакции или оно имеет место также и для других реакций поведения.

С целью проверки этого были поставлены опыты с инъекцией кокаина активно-оборонительным собакам.

В табл. 11 приведены данные с инъекцией кокаина активно-оборонительным собакам. Как видно, повышение возбудимости ведет, как и в случае с пассивно-оборонительной реакцией, к усилению проявления активно-оборонительного рефлекса.

Таким образом, если дальнейшие исследования подтвердят получившиеся данные, можно будет говорить о том, что степень проявления безусловного рефлекса является функцией общей возбудимости животного, т.е. для того, чтобы проявилась реакция поведения, необходима определенная степень возбудимости, без которой последняя не проявляется.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ПАССИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИЕЙ И ВОЗБУДИМОСТЬЮ

Инъекция кокаина трусливым собакам приводила к значительной заторможенности их поведения. Говорить о том, что у трусливых особей произошло усиление возбудимости, можно было только по аналогии с нетрусливыми собаками.

В школе Павлова трусость связывается со слабым типом нервной деятельности. Розенталь считает, что собаки со слабым типом не могут изжить "детский" рефлекс осторожности и потому остаются на всю жизнь трусливыми.

В то же время у этих собак слабого типа кофеин не повышает возбудимости, как это наблюдается у собак сильного типа, а понижает его. "При сильном типе определенная доза кофеина повышает эффект раздражительного процесса, при слабом она же понижает его, заводя за предел работоспособности клетки" (Павлов, 1938. С. 666).

На основании этих данных можно было предположить, что и кокаин также вызывает у собак со слабым типом нервной деятельности (у которых и без того проявляется трусость) не возбуждение, а торможение; это торможение выражается в усилении пассивно-оборонительной реакции. Ниже рассматривается вопрос, происходит ли после инъекции кокаина у пассивно-оборонительных собак повышение или понижение возбудимости при усиливающейся трусости.

МЕТОДИКА

Работа с определением возбудимости у трусливых собак в лабораторной обстановке весьма затруднена. Уже сам факт привода пассивно-оборонительной собаки в лабораторию вызывает торможение нормального поведения животного. Эта заторможенность поведения собаки в лабораторной обстановке ввела в заблуждение даже Павлова, когда он считал всех трусливых собак тормозными. Поэтому для разрешения поставленной мной задачи, т.е. измерения возбудимости у трусливых собак, необходимо было избежать этого затруднения.

Как указывал Павлов, первые сомнения в том, что все трусливые собаки должны быть отнесены к тормозному типу, зародились уже на основании внешнего поведения таких животных, но в привычной для них обста-

Таблица 12. Результаты инъекции физиологического раствора

№ п/п	Кличка	Пол	Порода	До инъекции		После инъекции	
				показа- тель шагоме- ра за 1 ч	поведе- ние	показа- тель ша- гомера за 1 ч	поведе- ние
1	Леди	♀	Немецкая овчарка	1100	Злобная	1000	Без изме- нения
2	Сильва	♀	То же	1500	То же	2700	То же
3	Джим	♂	»	550	»	450	»
4	Гера	♀	»	6900	»	9500	»
5	Айша	♀	Туркменская овчарка	70	»	100	»
6	Ара	♀	Немецкая овчарка	800	Трусливая	850	»
7	Джима	♀	То же	1050	То же	500	»
8	Ада	♀	»	5300	»	3000	»
9	Лиман	♂	»	800	»	900	»
10	Джек	♂	Метис	750	»	950	»
11	Рокс	♂	Немецкая овчарка	790	Злобно- трусливая	400	»
12	Грей	♂	То же	7500	То же	7000	»
13	Асхари	♀	»	1200	»	1250	»
14	Алюр	♂	»	1200	»	1250	»
15	Нелли	♀	»	2500	»	2100	»

новке. Ввиду этого я счел единственным возможным способом производить измерение возбудимости у трусливых собак в привычной для них обстановке. Необходимо было также, чтобы регистрация возбудимости производилась автоматически в отсутствие людей, одно присутствие которых вызывает у пассивно-оборонительной собаки заторможенность всего ее нормального поведения. Но возникал вопрос, каким образом производить регистрацию возбудимости собак?

Павлов характеризует возбудимых особей на основании моторики, подвижности этого типа собак. При инъекции кокаина собакам без пассивно-оборонительной реакции я наблюдал у них именно усиление двигательной возбудимости. Поэтому я решил измерять степень возбудимости путем учета количества движений, которые собака делает за определенный отрезок времени.

В качестве прибора, регистрирующего подвижность собаки, мной был применен автоматический счетчик-шагомер, при помощи которого учитывается моторное отражение возбудимости собаки. Всякое движение,

произведенное собакой, отмечается при помощи подвешенного на нее шагомера. Конечно, изменения в моторике, которые учитывались мной, не являются абсолютными отражениями возбудимости, но они являются во всяком случае некоторыми показателями тех изменений, которые в ней происходят. Методика измерения двигательной возбудимости при помощи шагомеров вполне отвечала моим требованиям, так как собака с повешенным на нее шагомером остается в своем обычном помещении при полном отсутствии каких-либо раздражителей, которые могли бы вызвать у нее пассивно-оборонительную реакцию.

Опыты с инъекцией кокаина проводились следующим образом. Сначала проводилось описание оборонительного поведения собак, затем на 1 ч вешался на собаку шагомер, после этого делалась инъекция фармакологического вещества. После начала действия этого вещества снова производилось соответствующее описание поведения собаки и на 1 ч на нее вешался шагомер. Сравнение показателей шагомера до и после инъекции показывает происшедшие изменения в возбудимости собаки. Пока на собаках висят шагомеры и производится соответствующее описание их оборонительного поведения, они находятся в своих обычных помещениях.

При работе с инъекцией какого-либо вещества всегда может возникнуть законное опасение, что сама инъекция произвела определенное изменение в поведении собак. Для проверки этого были поставлены опыты с инъекцией физиологического раствора. Однако сделанные опыты с инъекцией физиологического раствора показали, что сама инъекция ни к каким изменениям в поведении собак не приводит. Эти данные приведены в табл. 12. Как видно, инъекция физиологического раствора не отражается на поведении собак. Колебания в показателях шагомера, которые наблюдаются после инъекции физиологического раствора, являются чисто случайными, так как отклонения происходят в обе стороны от показаний шагомера, полученных до инъекции.

ОПЫТЫ

Прежде чем приступить к опытам с инъекцией кокаина пассивно-оборонительным собакам, были произведены эксперименты с собаками, в нормальном поведении которых отсутствовала трусость. Цель этого опыта — выяснить изменение двигательной возбудимости после инъекции кокаина у собак без пассивно-оборонительной реакции.

Опыты были поставлены на 12 собаках. Инъецируемая доза была такой же, как и в предыдущих опытах, — 0,0025 г на 1 кг веса собаки. Эти данные приведены в табл. 13. Из этой таблицы видно, что в инъецируемой дозе кокаин привел у подавляющего большинства собак к повышению их двигательной возбудимости.

Опыты с инъекцией кокаина (0,0025 г на 1 кг веса) собакам, в нормальном поведении которых проявлялась пассивно-оборонительная реакция (у некоторых из собак этой серии, помимо трусости, проявлялась также активно-оборонительная реакция), были поставлены на 18 собаках. Эти

Таблица 13. Результаты инъекции кокаина собакам без пассивно-оборонительной реакции

№ п/п	Кличка	Пол	Порода	До инъекции		После инъекции	
				показатель шагомера за 1 ч	пассивно-оборонительная реакция	показатель шагомера за 1 ч	пассивно-оборонительная реакция
1	Гера	♀	Немецкая овчарка	650	Отсутствует	5500	Отсутствует
2	Казбек	♂	То же	600	»	1100	»
3	Верный	♂	»	400	»	2500	»
4	Дези	♀	»	400	»	900	»
5	Леди	♀	»	400	»	1400	»
6	Альт	♂	»	490	»	800	»
7	Люмб	♂	»	700	»	500	»
8	Билль	♂	»	700	»	12000	»
9	Дина	♀	Туркменская овчарка	400	»	1300	»
10	Айша	♀	То же	230	»	500	»
11	Пахта	♀	»	850	»	1800	»
12	Кадо	♂	Гибрид	350	»	5200	»

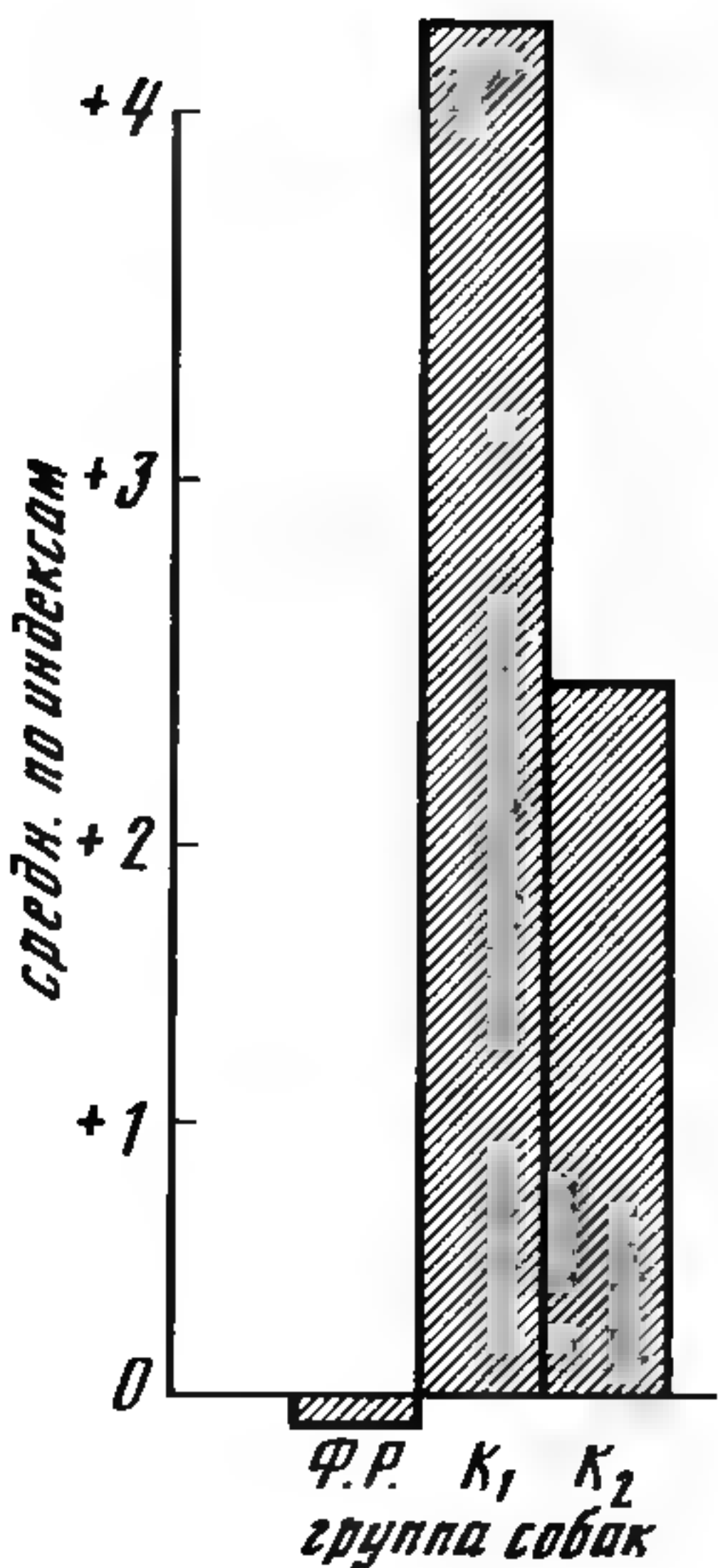


Рис. 9. Средние, вычисленные по индексам показателей шагомеров для собак после инъекций физиологического раствора (ф.р.) и кокаина (собакам без пассивно-оборонительной реакции K₁ и собакам с пассивно-оборонительной реакцией K₂)

На оси ординат — средние по индексам; на оси абсцисс — группа собак

данные приведены в табл. 14. Инъекция кокаина собакам, у которых имеется пассивно-оборонительная реакция, привела, с одной стороны, к усилению их пассивно-оборонительной реакции, а с другой — к увеличению возбудимости.

Результаты всех 3 серий опытов сведены на рис. 9, на котором представлены средние, вычисленные по индексам. Индексы представляют собой отношение разницы (между опытными и контрольными величинами показателей шаго-

**Таблица 14. Результаты инъекции кокаина собакам
с пассивно-оборонительной реакцией**

№ п/п	Кличка	Пол	Порода	До инъекции		После инъекции	
				Показа- тель ша- гомера за 1 ч	Пассивно- оборони- тельная реакция	Показа- тель ша- гомера за 1 ч	Пассивно- оборони- тельная реакция
1	Ада	♀	Немецкая овчарка	3000	Есть	14000	Усиление
2	Джима	♀	То же	350	»	2250	»
3	Аста	♀	»	400	»	500	»
4	Лиман	○	»	1400	»	2050	»
5	Акция	♀	»	700	»	200	»
6	Арка	♀	»	370	»	950	»
7	Альма	♀	»	3000	»	9000	»
8	Крок	○	»	550	»	10260	»
9	Ара	♀	»	280	»	85	»
10	Ампер	○	»	1300	»	2300	»
11	Джилда	♀	»	1400	»	4200	»
12	Нелли	♀	»	1700	»	2250	»
13	Аму	♀	»	1300	»	1600	»
14	Рокс	♂	»	350	»	1300	»
15	Алюр	♂	»	250	»	500	»
16	Леди	♀	»	850	»	1100	»
17	Сильва	♀	»	2800	»	800	Без изме- нения
18	Ком	♂	Гибрид	7400	»	11800	Усиление

меров¹⁾ к контрольным величинам показателей шагомера. На рисунке ясно видно повышение возбудимости как у трусливых, так и у нетрусливых собак после инъекции кокаина по сравнению с собаками, которым инъецирован физиологический раствор.

Итак, эти данные отвечают на поставленный вопрос: несмотря на то, что инъекция кокаина приводила у подавляющего большинства собак к усилению трусости, одновременно повышалась и их возбудимость. Таким образом, усиливающаяся трусость после инъекции кокаина не является результатом наступающего у собак торможения. Эти данные лишний раз подтверждают правильность мнения Павлова в последние годы его жизни, когда он отказался от противопоставления трусливых

¹⁾Опытные показатели шагомеров, полученные после инъекции; контрольные показатели шагомеров, полученные до инъекции.

собак возбудимым. Приведенные опыты не только указывают на то, что трусость нельзя противопоставлять возбудимости, а, наоборот, указывают на то, что повышение возбудимости приводит к усилению трусости.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ПАССИВНО-ОБОРОНИТЕЛЬНУЮ РЕАКЦИЮ

Чрезвычайно трудным и в то же время исключительно важным моментом в изучаемом вопросе является зависимость оборонительных реакций от внешних условий. Последнее десятилетие дало ряд блестящих работ, свидетельствующих о той огромной роли, какую играет среда при фенотипическом выражении и проявлении ряда соматических признаков. Тем с большим правом можно ожидать влияния среды на формирование признаков поведения, зная их исключительно большую зависимость от условий существования. Согласно данным И.П. Павлова, весь комплекс поведения животных можно разбить на две резко друг от друга отделяющиеся группы: условных и безусловных рефлексов. Первые всецело обуславливаются средой, какова же зависимость последних от внешних условий, остается малоизученным. В настоящей работе стояло два вопроса: во-первых, в какой мере имеем мы дело с врожденной и в какой мере с приобретенной оборонительной реакцией у собак обследованного материала и, во-вторых, каково влияние среды на врожденные оборонительные рефлексy.

Данные школы Павлова свидетельствуют о возможности выработки у собак условных пассивно-оборонительных рефлексов по отношению к различным раздражителям. Мы изучали пассивно-оборонительную реакцию собаки по отношению к человеку, и такого рода условная реакция, конечно, тоже может выработаться. Это будет один тип пассивно-оборонительного поведения, обусловленный исключительно внешней средой.

Другой тип пассивно-оборонительной реакции, тоже всецело зависящей от внешних условий, описанный Выржиковским, Майоровым (1933), возникает у собак при изолированном воспитании. Эти исследователи, распределив щенков двух пометов на две группы, воспитывали одну группу в изолированных от окружающего мира условиях, а другую — на свободе, где щенки тесно соприкасались с окружающей обстановкой. Результатом такого воспитания оказалось резкое различие в поведении собак обеих групп. Воспитанные на свободе не проявляли пассивно-оборонительной реакции, а собаки, воспитанные в изолированных условиях, проявляли ее в резко выраженной степени как по отношению к людям, так и ко всей новой обстановке, за исключением того помещения, в котором они воспитывались.

Наблюдения над щенятами и работы Розенталя привели авторов к выводу о большом сходстве поведения "заключенных" собак со щенками. На основании этого они приходят к выводу, что «наши "заключенные" собаки, несмотря на свой более чем двухлетний возраст, сохранили щенячий тип поведения».

Эти два типа трусости (условный пассивно-оборонительный рефлекс и щенячья пассивно-оборонительная реакция) всецело обуславливаются той средой, в которой воспитываются и живут собаки.

Теперь возникает вопрос: встречались ли мы, изучая реакции поведения, с приобретенными типами трусости и в какой мере это могло отразиться на картине исследования?

Безусловно, при сборе генетического материала мы могли столкнуться с приобретенной пассивно-оборонительной реакцией, что в значительной степени могло исказить картину наследования.

Собаки, воспитанные в питомниках, при существующих методах воспитания имеют благоприятные условия для сохранения у них щенячей трусости. В то же время их родители, часто воспитанные и живущие уже в питомниках, могут быть по той же причине трусливыми. И это, безусловно, могло исказить действительную картину наследования трусости. Но в то же время постоянно наблюдается и то, что щенки, воспитанные в питомниках при совершенно одинаковых условиях, оказываются резко различными по трусости, и это, очевидно, обуславливается наследственностью.

О том, что мы имели дело в ряде случаев с врожденной пассивно-оборонительной реакцией, говорит также тот факт, что среди различных пород чрезвычайно различна частота проявления пассивно-оборонительной реакции. Так, например, среди частновладельческих доберман-пинчеров я почти не встречал собак с пассивно-оборонительной реакцией, в то время как среди тех же частновладельческих немецких овчарок около 20—30 % трусливых собак. Совершенно невозможно допустить, чтобы немецкие овчарки московских любителей в массе находились в худших условиях, чем доберман-пинчеры у тех же московских любителей. Но это различие вполне объяснимо при допущении различной наследственной основы их нервной деятельности. Если бы в нашем генетическом материале, который собран главным образом на немецких овчарках, часто встречались собаки с приобретенной трусостью, то и в популяции доберман-пинчеров должны были бы встречаться трусливые особи, чего на самом деле нет.

Итак, эти факты вместе с нашим генетическим материалом свидетельствуют, что в ряде случаев мы имели дело с врожденными реакциями поведения, но вопрос о том, в какой степени они определяются влияниями внешних условий, остается открытым, так как эта важная проблема мало изучена. Учесть со всеми деталями многообразные условия, в которых находился весь наш генетический материал, совершенно невозможно. Но всех обследованных нами собак можно разделить по условиям содержания на две большие группы: собак, воспитанных и содержащихся в питомниках, и собак, содержащихся у частных лиц. Безусловно, в обоих случаях воспитание и содержание собак различаются. В питомниках собаки меньше соприкасаются с внешним миром и с посторонними людьми, чем при содержании у частных лиц. Сопоставляя между собой собак с пассивно-оборонительной реакцией этих двух групп, постоянно удастся наблюдать, что у особей, воспитанных в питомниках, пас-

сивно-оборонительная реакция выражена значительно ярче, чем у частновладельческих собак, и в питомниках воспитываются чаще трусливые собаки.

Сильные раздражители вызывают у трусливых собак на некоторое время усиление выражения их пассивно-оборонительной реакции. Эти данные говорят также о том, что имеющаяся у собаки пассивно-оборонительная реакция зависит в своем проявлении от внешних условий.

Итак, эти данные указывают, что выражение пассивно-оборонительной реакции зависит от тех внешних условий, в которых находится собака.

Мы рассмотрели исключительно зависимость от внешних условий пассивно-оборонительной реакции, не затрагивая вопроса относительно активно-оборонительной реакции, так как ни в литературе, ни у нас нет достаточных данных для возможности более детального рассмотрения этого вопроса. Укажем только на хорошо известный факт, что собаки, обладавшие активно-оборонительной реакцией, при соответствующем воспитании (дрессировке) очень усиливают проявление этой реакции, и наоборот, имеются наблюдения практиков, что если у собаки нет злобности, никакое воспитание часто не может ее вызывать в противоположность трусости, которую можно вызвать у любой собаки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким, образом, окончательная и полная реализация оборонительных признаков поведения, согласно приведенным выше данным, происходит в каждый момент жизни собаки под влиянием следующих компонентов: 1) наличия врожденной или приобретенной во время индивидуальной жизни реакции; 2) действия специфического внешнего раздражителя; 3) наличия определенной степени возбудимости.

Это отличие описываемых признаков поведения от морфологических признаков не является принципиальным. Вся разница заключается в том, что развитие морфологического признака оказывается обычно зафиксированным на определенном отрезке онтогенеза, в то время как осуществление признаков поведения происходит многократно заново при наличии раздражителя, их вызывающего. Фенокритическим пунктом данных признаков поведения может стать каждый момент жизни животного, в который действует внешний раздражитель. В морфологическом признаке в большинстве случаев, даже если его развитие и всецело обуславливается влиянием внешних условий, он необратимо фиксируется в единственный фенокритический момент.

Согласно точке зрения Геккера (Haesker, 1916, 1925), признаки, имеющие неавтономное и позднее онтогенетическое развитие, имеют свое неполное выражение. Признаки, изучаемые в настоящей работе, имеют наиболее позднюю свою реализацию, происходящую в момент действия специфического раздражителя и наличия остальных перечисленных выше условий. Таким образом, данные признаки должны иметь, согласно мнению Геккера, неполное выражение и обусловленное этим нечеткое наследование. И действительно, для того чтобы было возможно наблюдать наследование оборонительных рефлексов, нам пришлось собирать

генетический материал только на повышенно возбудимых собаках, чтобы исключить возможность непроявления оборонительной реакции мало возбудимых животных.

Хотя это мероприятие позволило констатировать наличие данного рефлекса, наблюдалось большое различие в выражении изучаемых реакций поведения (обусловленное, вероятно, в первую очередь различными условиями воспитания) как между однопометниками, так и между родителями и потомками. Все это говорит о том, что изучаемые признаки поведения имеют неполное выражение, малую экспрессию (Тимофеев-Ресовский), обусловленную комплексной зависимостью их развития.

Настоящая работа является начальной в разрешении сложного вопроса о наследственном осуществлении признаков поведения. На основании приведенного здесь материала можно, как нам кажется, с большей вероятностью говорить о правильности принятой рабочей гипотезы. Работа, проведенная в трех указанных выше направлениях для ее доказательства, дала положительные результаты, подтверждающие друг друга. Но для полного доказательства выставленных в ней положений понадобится, быть может, еще длительная работа.

Старые зоопсихологические методы отступили перед точным физиологическим экспериментом И.П. Павлова и его школы, но этот метод, давший колоссальные результаты, является не единственным. Школа Павлова рассматривает взаимоотношения отдельных компонентов поведения взрослого, сложившегося животного, не зная генетического происхождения тех или других особенностей подопытного животного. Генетический анализ позволяет глубже проникнуть в сущность явлений тех или других особенностей поведения, так как дает возможность наиболее четко отдифференцировать отдельные прирожденные реакции поведения друг от друга и рассмотреть их взаимодействие в различных соотношениях.

НАСЛЕДСТВЕННОЕ "ФИКСИРОВАНИЕ" ИНДИВИДУАЛЬНО ПРИОБРЕТЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ИНСТИНКТОВ*

ВВЕДЕНИЕ

Один из важнейших вопросов учения о поведении животных — происхождение сложно-безусловных, инстинктивных реакций организма. Ч. Дарвин в "Происхождении видов" (1896. С. 161) в главе об инстинктах указал на естественный отбор как на фактор, направляющий развитие этой формы поведения: "Естественный отбор, сохраняя и постоянно накапливая уклонения в инстинктах, может развить их до любой степени полезности". "Точно так же, как и морфологические признаки, инстинкты являются изменчивыми и наследственными, и путем медленного и постепенного накопления слабых, но полезных уклонений происходит развитие сложных инстинктов".

Вместе с тем Дарвин признавал и прямое наследование результата усиленного развития этой формы поведения. Так, говоря о возникновении стойки легавых собак, Дарвин указывал, что раз появились собаки, останавливающиеся на некоторый момент перед дичью, то систематический отбор и наследственная передача результатов усиленного развития этой способности в последовательных поколениях могли скоро окончить дело. Говоря об утрачивании ряда естественных инстинктов под влиянием одомашнения, Дарвин указывает, что легкую приучаемость домашнего кролика по сравнению с диким надо в основном приписать привычке и продолжительному содержанию в неволе. На основании разбора этого и некоторых других случаев Дарвин заключает, что под влиянием одомашнения некоторые инстинкты были приобретены, естественные же утрачены отчасти вследствие привычки, отчасти вследствие отбора, в большинстве случаев привычка и подбор, вероятно шли рука об руку.

Не только сходство, но и зависимость между привычкой и инстинктом была подчеркнута Ллойдом Морганом. Рассматривая параллельно инстинктивные и приобретенные действия животных, Морган указывает: "когда мы видим, что индивидуальные усилия принимают такое же направление, как и наследственное координирование... то чувствуем, даже признавая недостаточность доказательств наследственной передачи приобретенных привычек, что между вариацией¹ и модификацией существует какая-то связь, подтверждаемая фактами" (Морган, 1899. С. 277).

Согласно Моргану, зависимость между наследственными и ненаследственными изменениями сводится к следующему: изменение условий существования вызывает в силу "природной пластичности" ненаслед-

*Журн. общ. биологии. 1944. Т. 5, № 5. С. 261—283.

¹Под вариацией Морган понимает наследственное изменение.

ственные адаптивные изменения. "Те экземпляры, природная пластичность которых соответствует данным условиям, видоизменяются и выживают. Те же, пластичность которых недостаточна для приспособления к данным условиям, вымирают". Однако будучи ненаследственными, результаты возникающей модификации "не передаются зародышевой субстанции". Совершающиеся в том же направлении, как и появившиеся модификации, наследственные изменения не будут уничтожаться естественным отбором, так как они подобны адаптивным ненаследственным изменениям. Однако всякие наследственные изменения, по направлению сходные с этими модификациями, стремятся поддержать и повлиять благоприятно на организм, в котором они находятся". Таким образом, происходит наследственное предрасположение к адаптивно возникшей модификации, "наследственное закрепление" результатов первоначально наследственно приспособительного изменения. "Чем дальше продолжить этот процесс, тем заметнее становится предрасположение и тем больше делается склонность к наследственным вариациям, во всех отношениях соответствующим постоянным пластическим модификациям".

Итак, по мнению Моргана, пластическая модификация "направляет" путь наследственного изменения организма, и в этом ее значение в образовании новых признаков.

Отсутствие фактического материала в построениях Моргана значительно снижает ценность его гипотезы. Однако его взгляды на роль наследственных изменений в происхождении наследственных признаков организма чрезвычайно важны и нашли свое отражение во взглядах современных эволюционистов. Это направление получило дальнейшее развитие преимущественно в своей теоретической части. Особенно интересными являются исследования Кирпичникова, Лукина и Шмальгаузена по теории "косвенного" и "стабилизирующего" отбора, а также экспериментальные работы Гаузе и его сотрудников по этому кругу вопросов.

ЗАДАЧА ИССЛЕДОВАНИЯ

Основное положение, из которого мы исходим при рассмотрении вопроса о связи происхождения врожденных реакций поведения с приобретенными реакциями, — это утверждение, что не существует чисто приобретенных и чисто врожденных реакций поведения животных. Формирование каждой реакции поведения осуществляется в результате теснейшего взаимодействия "внешних" и "внутренних" факторов развития. Ответная реакция поведения на внешнее воздействие происходит в соответствии с врожденными возможностями организма, и наоборот, наследственное осуществление каждой реакции поведения происходит в соответствии с внешними условиями.

Из этого следует, что среди животных, у которых возникает какая-нибудь форма индивидуально приобретенной реакции, должна наблюдаться изменчивость в отношении быстроты и прочности образования этой реакции, обусловленная наследственными различиями отдельных особей. Особи, обладающие наследственными факторами, способствующими

щими быстроте и прочности выработки этой реакции, будут иметь преимущество в борьбы за существование. Это поведет к тому, что отберутся особи, имеющие более резко выраженные наследственные предпосылки к выработке данного индивидуально приобретенного поведения. Произойдет увеличение относительного значения внутренних факторов в его возникновении. Такое увеличение роли внутренних наследственных факторов может привести к тому, что данное индивидуально приобретаемое поведение будет возникать при минимальном участии внешних факторов. Поведение, которое возникало первоначально у предков как результат личного, индивидуального опыта, окажется через замену формирующих данное поведение факторов как бы наследственно зафиксированным. Индивидуально приобретенное поведение предков окажется у потомков врожденным, инстинктивным поведением.

Согласно этому взгляду, модификация является не "защитой" от устраняющего действия естественного отбора для возникающих в том же направлении наследственных изменений, как об этом писал Л. Морган, а активным "проявителем" всех имеющихся и возникающих наследственных особенностей организма, связанных в той или другой степени с выражением данной модификации. Ее значение в том, что она выявляет генотипические различия организмов, давая возможность естественному отбору выбирать те генотипы, которые наиболее способствуют возникновению данной адаптивной модификации.

Таковы теоретические построения. Задача заключается в том, чтобы показать, в какой мере эти построения соответствуют фактам.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ВЫРАБОТКА УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА АППОРТИРОВКИ

Для освещения поставленного нами вопроса необходимо было найти такой пример поведения животного, в котором индивидуально приобретаемая форма поведения, имеющая значительную изменчивость в быстроте и прочности своего возникновения, в крайней своей степени проявлялась бы почти без всякого обучения, то, что называется "с места", причем это свойство обуславливалось бы наследственностью.

С подобным примером мы встречаемся при выработке у собак широко практикуемого в дрессировке навыка аппортировки. У собак вырабатывается условный рефлекс приносить брошенные или оставленные предметы. Условным раздражителем является словесная команда и жест рукой в сторону бросаемого или лежащего предмета. Безусловные раздражители, на которых строится данный прием: 1) стремление собаки схватить всякий движущийся или бросаемый предмет и 2) пищевое подкрепление исполненного действия.

Обучение исследованных собак производилось по следующим этапам.

1. Собаки обучались подносить к дрессировщику брошенные предметы.

**Таблица 1. Изменчивость в скорости выработки условного рефлекса
аппортировки у немецких овчарок**

№ п/п	Кличка	Пол	Возраст, годы	Число занятий, необходимых для закрепления				Примечание
				1-й этап	2-й этап	3-й этап	4-й этап	
1	Чанг	♂	1	1	1	—	—	Обучался только пер- вому этапу
2	Альфа	♀	4	2	5	7	10	—
3	Волчок	♂	5	1	5	7	12	—
4	Джульт- барс	♂	4	1	3	7	15	—
5	Дозор	♂	3	1	4	7	15	—
6	Джек	♂	5	1	5	8	15	—
7	Букет	♂	3	7	10	15	20	—
8	Боевой	♂	2	5	15	20	25	—
9	Серка	♂	3	5	15	15	30	—
10	Каро	♂	3	14	20	25	30	—
11	Джим	♂	4	10	15	23	35	—
12	Код	♂	4	10	30	30	50	Не обучился 4-му этапу в течение 50 занятий
13	Астик	♂	4	15	30	45	50	То же
14	Отлин	♂	4	30	45	45	50	»
15	Альма	♀	3	20	—	—	—	Выбыла (выбракована)

2. Собаки обучались при команде "аппорт" брать в зубы висящий на шее удобный для схватывания предмет, так называемый бринзель.

3. Собаки обучались, прибежав по команде на определенное место, по команде же брать в зубы бринзель.

4. Собаки обучались, прибежав по команде на определенное место, без команды схватывать в зубы бринзель.

Таким образом, перед собаками ставились последовательно все более и более усложняющиеся задачи, являющиеся модификациями основного приема подносить в зубы предметы.

Обучение всех собак было начато одновременно. Занятия с ними проводились ежедневно в одно и то же время. Собаки изучались различными лицами под непосредственным руководством одного и того же опытного дрессировщика.

Ясно видна огромная изменчивость в скорости выработки данного условно-рефлекторного навыка. Возможно предположение, что она зависит от различия в технике обучения отдельных собак. Однако, как уже

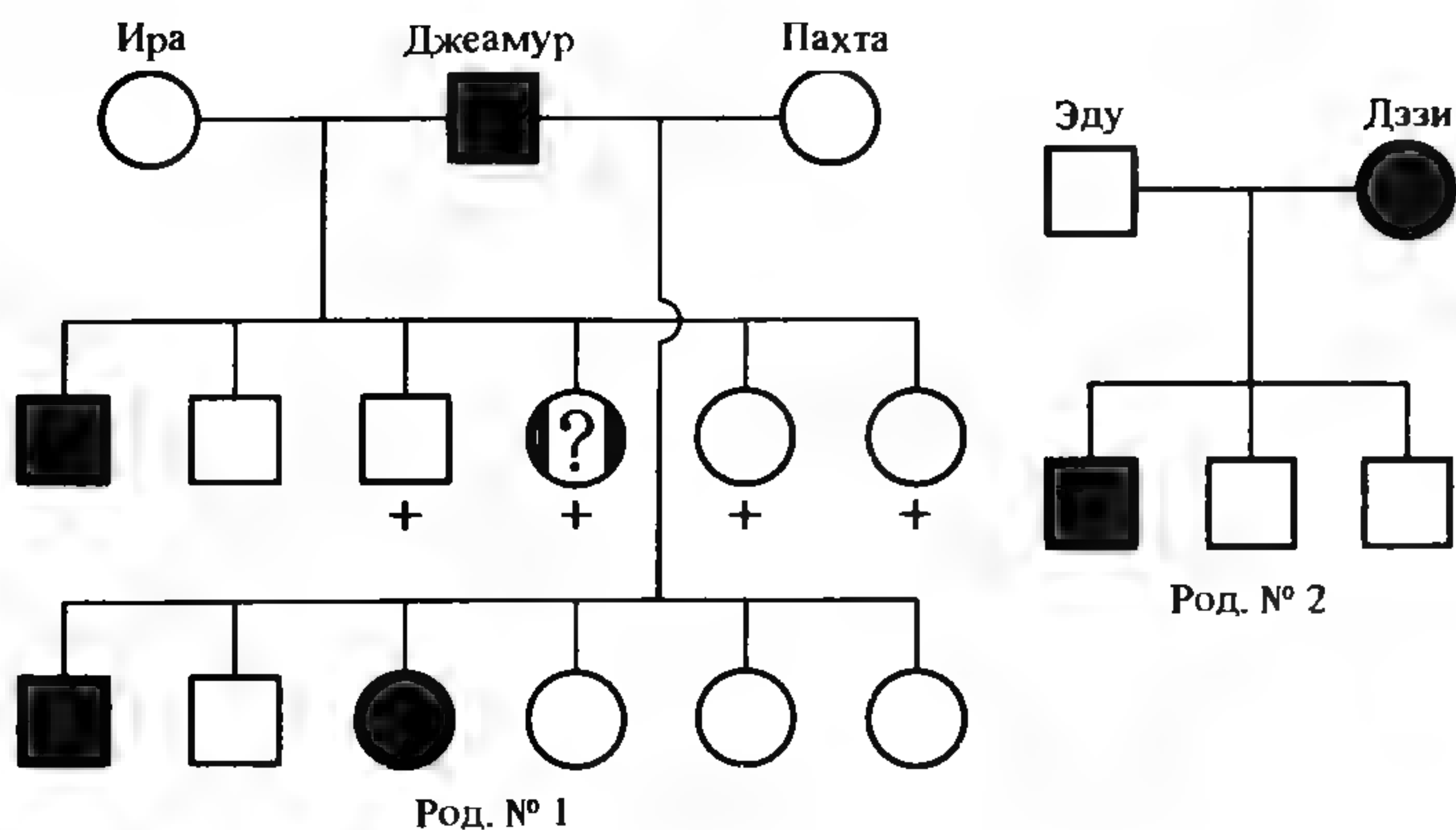


Рис. 1. Родословные собаки

указано выше, все эти собаки, кроме одной, обучались хотя и различными людьми, но под руководством одного и того же опытного дрессировщика. Ускорить обучение плохо дрессируемых собак не мог и он. Другое предположение, что собаки, предшествующая жизнь которых (кроме одной) нам была неизвестна, уже раньше могли дрессироваться аппортировке, не могло бы объяснить различий, которые наблюдались в обучаемости всем четырем этапам дрессировки. Предшествующим обучением можно объяснить только различие в обучаемости первому этапу. Все же три последующие этапа обучения настолько специальные, что никакой любитель-собаковод не мог обучать этим приемам своих собак. Однако, как видно из табл. 1, имеется четкая зависимость в быстроте обучаемости всем четырем этапам.

На основании двенадцатилетнего наблюдения в различных ведомственных школах и питомниках служебных собак я убедился, что встречаются особи, имеющие стремление без всякого предварительного обучения носить во рту различные предметы. Поведение таких собак весьма характерно. Почти постоянно они держат какой-нибудь предмет во рту. Предметы эти могут быть весьма разнообразными, начиная от соломинки или стружки и кончая большими камнями или бачками, служащими для кормления собак.

Стремление к ношению предметов может быть весьма резко выражено. Если у такой собаки отнять предмет, который она держит в зубах, она тотчас же схватывает какой-нибудь другой.

Необходимо подчеркнуть индивидуальные особенности данного свойства у наблюдавшихся мною собак. Каждая собака обладала характерными наклонностями к ношению определенных предметов.

Обусловлены ли эти особенности поведения наследственностью или являются результатом приобретенной привычки, образовавшейся под влиянием тех или других внешних причин стойким (типа навязчивого движения) поведением? Для выяснения этого вопроса были поставлены скрещивания немецкой овчарки Дже-Амура, обладавшего этой особенностью поведения, с двумя самками.

Первое скрещивание было произведено с немецкой овчаркой Ира (рис. 1, род 1), не проявлявшей склонности к апортировке. В результате этого скрещивания родились шесть щенят. В 4-месячном возрасте один щенок из этого помета начал проявлять некоторое стремление к ношению во рту предметов. Однако трудно было еще точно дифференцировать данную реакцию поведения от щенячьей игры, во время которой щенки нередко носят в зубах различные предметы. Вскоре четыре щенка из этого помета пали, среди них пал и этот щенок. Из оставшихся двух щенков один, по кличке Чанг, в возрасте 8 мес. без всякого обучения начал проявлять ясно выраженное стремление сначала хватать, а затем держать в зубах различные предметы. Свойство это было настолько резко выражено, что, когда приступили к дрессировке собаки, необходимо было сначала затормозить это поведение, так как оно мешало ходу обучения. Второй из оставшихся в живых потомок от этого скрещивания, Чум, никакого стремления к апортировке не проявил. Он находился под наблюдением в течение 2 лет.

Второе скрещивание Дже-Амура было проведено с туркменской овчаркой по кличке Пахта (рис. 1, род 1), тоже совершенно не обладавшей стремлением к апортировке. От этой собаки в питомнике уже был помет (пять щенков), полученный от ее скрещивания с кавказской овчаркой. Ни один из потомков от этого скрещивания стремлением к апортировке не обладал. От скрещивания Дже-Амура с Пахтой родились шесть щенят. В возрасте 8–9 мес. один из щенков по кличке Вак начал проявлять ясное стремление к апортировке, которое постепенно усилилось и достигло такой же степени, как у Дже-Амура. Собака почти постоянно держала во рту различные предметы. В возрасте 10 мес. у второго потомка этого помета, Волги, также проявилось стремление к апортировке.

Помимо этих двух намеренно поставленных скрещиваний, мне известен еще один помет немецких овчарок, полученный от немецкой овчарки по кличке Дези, обладавшей ясно выраженным стремлением носить во рту предметы (рис. 1, род 2). В этом помете один из трех потомков по кличке Лазурь проявил выраженное стремление постоянно носить в зубах, так же как и мать, различные предметы. Интересно отметить, что как Дези, так и Лазурь держали во рту по преимуществу мелкие предметы (стружки, соломинки, мелкие щепки).

Как ни мал приведенный материал, все же он позволяет сделать заключение о наследовании данного свойства поведения. Анализируемое свойство встречается у собак исключительно редко. Среди нескольких тысяч собак это свойство было обнаружено всего у 11 особей. Из этих 11 собак 4 принадлежали к одному семейству и 2 — к другому. При столь редком распространении данного свойства поведения вряд ли можно считать случайностью возникновение у потомков такого же поведения, каким отличались их родители. Возможность подражания в пометах, происходящих от Дже-Амура, совершенно исключается, так как его потомки никогда ни в какое общение с ним не вступали. Остается заключить, что стремление к ношению во рту предметов было наследственным.

Следующий вопрос, который требовал выяснения: какова обучаемость аппортировке у собак, обладающих стремлением носить предметы до всякого обучения.

Три собаки с подобным поведением (Чанг, Альфа, Джульбарс) были дрессированы аппортировке. Эти собаки чрезвычайно легко дрессировались этому приему. Две из них, Джульбарс и Чанг, с первого дня занятий начали подносить предметы. Третья собака, Альфа, хватала предметы с первого дня обучения, однако подносить их по команде начала со второго занятия. Дальнейшим этапам обучения дрессировались только две собаки (Альфа, Джульбарс). Обе эти собаки очень легко выдрессировались всем четырем этапам. Альфе понадобилось всего 10 занятий (наименьшее число занятий из всех дрессированных собак). Джульбарс выдрессировался на 15-й день занятий.

Таким образом, собаки, имеющие стремление носить предметы, обучаются и самой аппортировке и всему, что с ней связано, чрезвычайно легко.

По данным Шама, среди охотничьих собак имеется специально выведенная в Англии порода — ретриверы — для аппортировки убитой дичи. Собаки этой породы — великолепные аппортировщики, обладающие, помимо этого свойства, еще умением совершенно не мять подносимую дичь, качеством, особенно ценным охотниками у ретриверов.

Ретривер был выведен путем скрещивания некоторых пород охотничьих собак и лабрадора, породы собак, которая еще в начале XIX столетия была ввезена в Англию и известна охотникам как очень хороший аппортировщик, который, согласно Хагену, должен был передать эти способности ретриверу. Данные о большой легкости, с которой ретривер дрессируется аппортировке, мы находим у Дарвина.

Эти данные полностью согласуются с нашим выводом о наличии у собак наследственно обусловленного различия в быстроте выработки такого условного рефлекса, как подношение хозяину тех или других предметов.

Может возникнуть вопрос: не является ли данное поведение собак, обучающихся легко аппортировке и имеющих стремление носить предметы, результатом общих свойств их нервной системы, связанных с повышенной способностью к выработке условных рефлексов вообще, и не является ли быстрая обучаемость аппортировке лишь одним из проявлений этого свойства? Полученные мною данные говорят против такого предположения.

Одна из упомянутых выше собак, Дже-Амур, обладавшая стремлением носить предметы, была исследована мной в условно-рефлекторной камере по обычной слюнно-секреторной методике.

Работа в камере показала, что Дже-Амур вырабатывал условные рефлексy со средней скоростью. Так, например, первый условный рефлекс на метроном, 120 ударов в минуту (отставление 30 с.), начал вырабатываться на 6-м опыте (25—30 сочетаний) и достиг значительной прочности на 10-м опыте (58—64 сочетаний). Второй условный рефлекс на звонок (совпадающий) выработался после 20 сочетаний. Дифференцировка оказалась хорошей,

Таблица 2. Быстрота выработки условного рефлекса "садиться" у собаки, обладающей склонностью к аппортировке, по сравнению с собакой, не обладающей этим свойством

Кличка	Пол	Возраст, год	Наличие стремления к аппортировке	Латентный период первых 5 исполнений	Первое самостоятельное исполнение возникло на	Количество самостоятельных исполнений в течение 55 первых сочетаний
Чанг	♂	1	+	1—2,4	25-м сочетании	16
Пилот	♂	1	—	1—2,2	29-м сочетании	11

Примечание. В обоих случаях рефлекс выработался на 9-м опыте.

давая частые 0. По типу нервной деятельности собака может быть отнесена к сангвиникам с довольно хорошим тонусом коры головного мозга. Никаких особенных отклонений в условно-рефлекторной деятельности не было обнаружено.

Вторая собака, Чанг, обладавшая стремлением носить предметы и начавшая почти без всякого обучения аппортировать, была дрессирована приему садится по команде "сидеть" с точной реакцией хода обучения. В табл. 2 приведены данные хода обучения этой собаки по сравнению с собакой, не обладающей стремлением носить предметы. Безусловный раздражитель: нажим рукой на крестец и рывок за поводок.

Как видно из табл. 2, выработка двигательных условных рефлексов у обеих собак происходила довольно сходно. Несколько более быстрый ход выработки рефлекса у Чанга не настолько велик, чтобы его можно было принять во внимание. Таким образом, у собак, обладающих стремлением к аппортировке, вырабатываются условные рефлексы, не связанные с ней, в пределах обычной нормы. Условные рефлексы, связанные с аппортировкой, вырабатываются у них исключительно легко.

Итак, приведенные нами данные показывают следующее. У собак имеется значительная изменчивость в быстроте и легкости выработки двигательного условного рефлекса аппортировки предметов. В крайней форме выражение этого свойства проявляется в стремлении собак без предварительного специального обучения носить в зубах различные предметы. Данное свойство обуславливается генотипически. Стремление к аппортировке и легкость выработки условных рефлексов, связанных с ней, по-видимому, не являются выражением повышенной легкости и быстроты выработки у таких собак всех рефлексов. Данное свойство является специфической особенностью собаки, проявляющейся на фоне нервной деятельности, в остальном обычной.

Такой условный рефлекс, как аппортировка, которому "могут научиться при правильном обучении почти все собаки", имеет у некоторых особей наследственно обусловленные предпосылки к исключительной легкости своего возникновения. Данное поведение может возникать у собак без предварительного обучения, обучение лишь направляет его в определенное русло.

ФОРМИРОВАНИЕ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ У СОБАК

В формировании оборонительного поведения тесно переплетаются влияния внешних и внутренних факторов, что и создает возможность использовать это формирование для освещения вопроса о зависимости между врожденными и приобретенными формами поведения.

Как показали опыты Майорова (1933), собаки, выращенные в изолированных условиях содержания, отличаются значительно выраженной пассивно-оборонительной реакцией (трусостью). Согласно Павлову, у таких собак сохраняется щенячий рефлекс "естественной осторожности", который у собак, живущих в условиях свободы, затормаживается еще в щенячьем возрасте при знакомстве со всем многообразием внешнего мира.

Отсюда, казалось бы, следовало, что пассивно-оборонительная реакция является чисто приобретенным свойством, возникающим в ответ на определенные условия воспитания.

Однако в дальнейшем мной было показано, что в возникновении данной формы поведения большую роль играет и наследственность. Оказалось, во-первых, что при скрещивании двух собак, отличающихся преобладанием пассивно-оборонительной реакции, подавляющее число потомков отличается такой же формой поведения; во-вторых, что при скрещивании таких собак с собаками, не отличающимися преобладанием данной формы поведения, процент потомков с пассивно-оборонительной реакцией гораздо меньше, чем в первом случае; в-третьих, что при скрещивании собак, не отличающихся пассивно-оборонительной реакцией, большинство потомков также не отличается данной формой поведения (Крушинский, 1938).

На первый взгляд казалось, что имеются две сходные по своему проявлению оборонительные реакции: врожденная и приобретенная. Однако дальнейшие данные показали, что изолированные условия воспитания вызывают преобладание пассивно-оборонительного поведения в тесной зависимости от генотипа собаки.

Оказалось, что различные породы собак обладают весьма различной степенью выражения пассивно-оборонительной реакции при их воспитании в условиях изоляции. На рис.2 сопоставлены данные о степени выраженности пассивно-оборонительной реакции у эрдельтерьеров и немецких овчарок, воспитывающихся в условиях изоляции (питомник).

Как видно из рис.2, у эрдельтерьеров процент собак с пассивно-оборонительной реакцией невелик; у немецких же овчарок пассивно-оборонительной реакцией отличается подавляющее большинство особей.

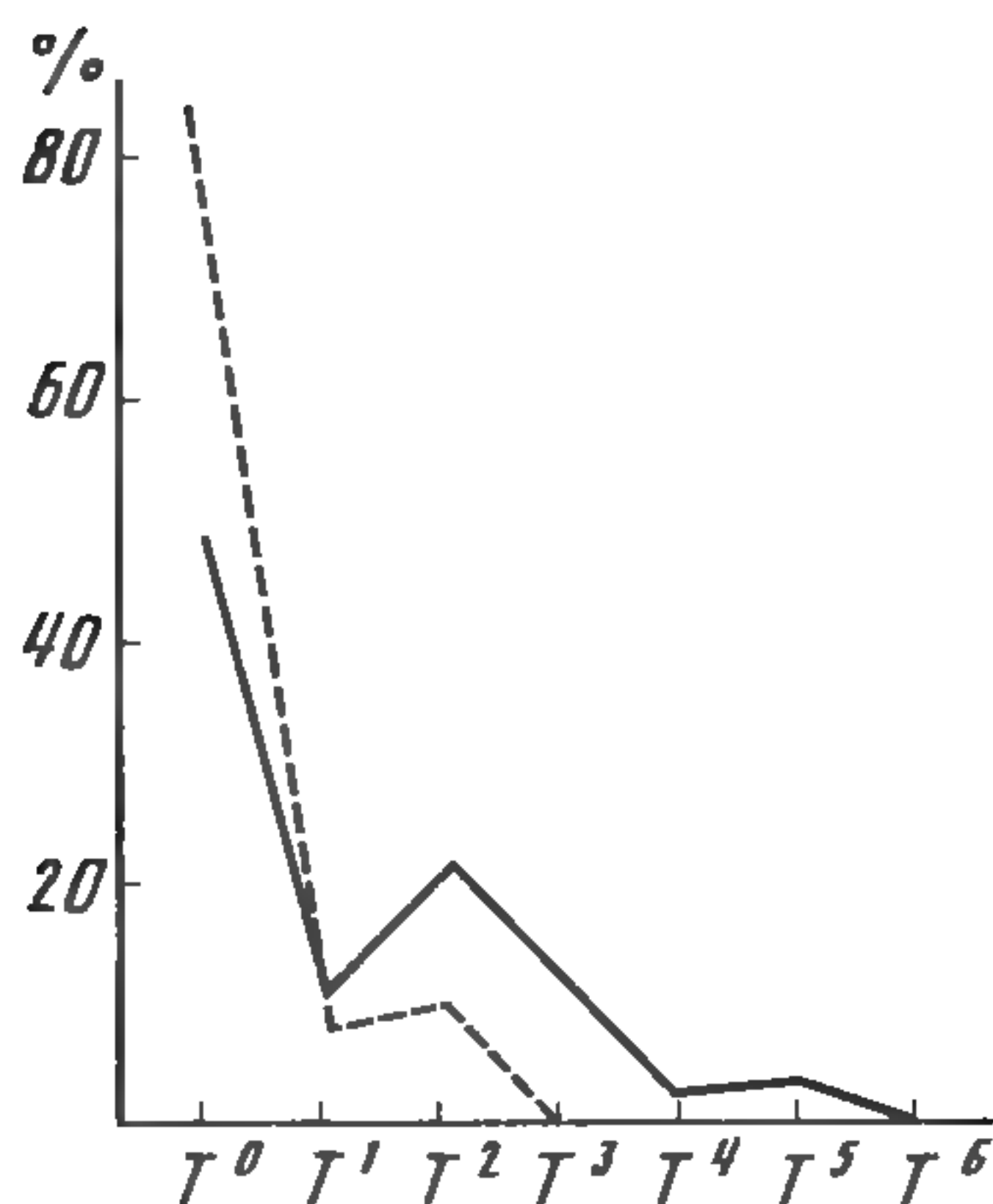
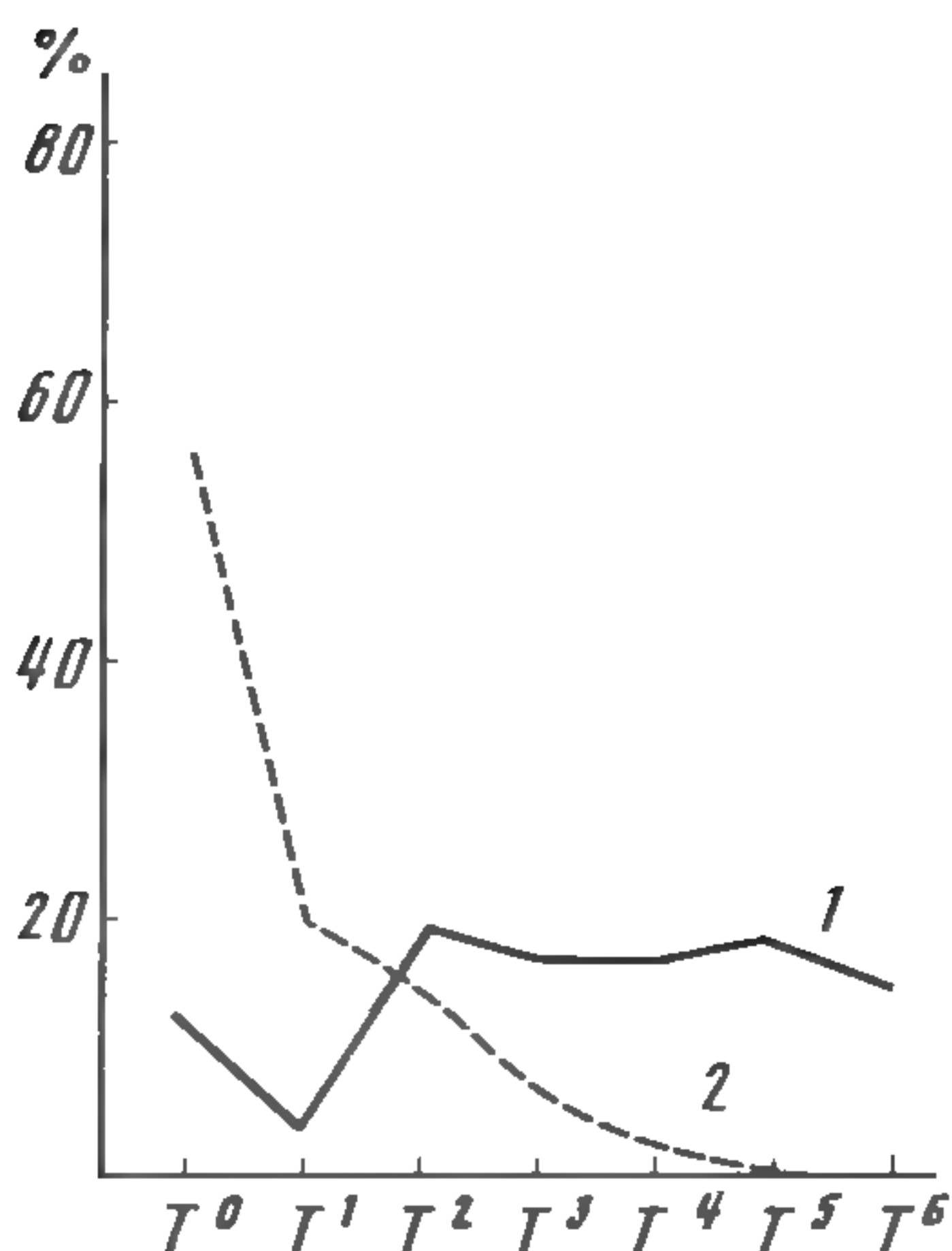


Рис. 2. Пассивно-оборонительная реакция при воспитании в условиях изоляции

По оси ординат — процент особей с пассивно-оборонительной реакцией, по оси абсцисс — степень выраженности пассивно-оборонительной реакции; 1 — эрдельтерьеры; 2 — немецкие овчарки

Рис. 3. Пассивно-оборонительная реакция при свободном воспитании

Обозначения те же, что и на рис. 2

Таблица 3. Пассивно-оборонительная реакция доберман-пинчеров (все самки, полная изоляция) по сравнению с пассивно-оборонительной реакцией собак других пород, воспитанных при частичной изоляции

Кличка	Показатель степени выраженности пассивно-оборонительной реакции (индивидуальный)	Средний показатель степени пассивно-оборонительной реакции	Кличка	Показатель степени выраженности пассивно-оборонительной реакции (индивидуальный)	Средний показатель степени пассивно-оборонительной реакции
Волга	2*	1,75	Популяция собак	—	2,06±0,28
Онега	2		питомника		
Вычегда	1		Института		
Кама	2		им. И.П. Павлова		
Висла	2		Популяции немецкой овчарки	—	3,38±0,24

*Показатели 1—4 обозначают возрастающую степень выраженности пассивно-оборонительной реакции. Методика определения описана подробно в моих статьях: "Роль наследственности и условий воспитания в проявлении и выражении пассивно-оборонительной реакции у собак" и "Наследование пассивно-оборонительного поведения (трусости) в связи с типами нервной системы у собак".

О том же говорит и следующий опыт: пять щенков доберман-пинчера (породы собак, не склонных к проявлению данной формы поведения) были воспитаны нами в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова в условиях полной изоляции (забитый доверху досками вольер). Пассивно-оборонительная реакция проявилась у этих собак в весьма незначительной степени.

Как видно из табл.3, несмотря на то что доберман-пинчеры воспитывались в условиях, весьма благоприятных для проявления пассивно-оборонительной реакции (полная изоляция), это свойство оказалось у них менее резко выраженным, чем у собак других пород, воспитывавшихся в условиях меньшей изоляции.

Значение генотипа для проявления пассивно-оборонительной реакции у собак ясно видно и из коэффициента корреляции между степенью выраженности данной реакции у братьев и сестер, воспитанных в одних и тех же условиях частичной изоляции питомника Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова ($r = +0,54 \pm 0,06$).

Далее, резко различной оказалась выраженность пассивно-оборонительной реакции у двух семейств собак, воспитанных в одних и тех же условиях этого питомника (табл. 4).

Эти данные свидетельствуют о большой роли генотипа в проявлении и выражении пассивно-оборонительной реакции, возникающей у собак в ответ на изолированные условия воспитания. Данная реакция в своем проявлении и выражении находится в тесной зависимости как от условий воспитания, так и от генотипа собаки.

Возникает вопрос: может ли пассивно-оборонительная реакция у собак, имеющих генотипическую склонность к ее проявлению, проявиться не только в изолированных условиях, но и при воспитании в обычных условиях свободы. Можно привести данные, которые это подтверждают.

Во-первых, немецкие овчарки – собаки, обладающие большей склонностью, чем эрдельтерьеры, к проявлению пассивно-оборонительной реакции в условиях изоляции, и при обычном воспитании на свободе тоже резче проявляют эту реакцию, чем эрдельтерьеры (рис. 3). Во-вторых, собаки, принадлежащие к различным семействам, различаются степенью выраженности у них пассивно-оборонительной реакции при воспитании в условиях как изоляции, так и свободы.

Из табл. 5 видно, что существует явное соответствие между степенью выраженности пассивно-оборонительной реакции у собак сходных генотипов при их воспитании в условиях свободы и изоляции. Собаки, обладающие генотипом, способствующим значительному выражению пассивно-оборонительной реакции при изолированных условиях воспитания, отличаются и при свободном воспитании некоторой пассивно-оборонительной реакцией.

Таким образом, имеется различная норма реагирования у различных собак к проявлению пассивно-оборонительной реакции. С одной стороны вариационного ряда находятся собаки, обладающие генотипом, который

Таблица 4. Степень выраженности пассивно-оборонительной реакции у собак двух семейств, воспитанных в одних и тех же условиях частичной изоляции (питомник Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова)

Скрещи- вание	Родители	Потомки	Показатель степени выраженности пассивно-оборонительной реакции	
			индивидуаль- ный	средний
1	2	3	4	5

Семейство № 1

№ 1	Томбуш Агути	Албанец	0	0,25
		Адай	0	
		Арак	0	
		Арфа	1	
№ 2	Томбуш Арфа (дочь Томбуша)	Арт-Том	4	1,00
		Ак-Том	1	
		Адью-Том	0	
		Арка	1	
		Альма	0	
		Айва	0	

Семейство № 2

№ 1	Орт Мелина	Симка	4	3,50
		Матти	4	
		Мирри	4	
		Мусти	4	
		Пекка	3	
		Валка	2	
№ 2	Орт Мирри (дочь Орта)	Мар	4	3,60
		Мак	4	
		Мара	4	
		Мук	3	
		Молл	3	

обуславливает малую склонность к данной реакции поведения. Такие собаки проявляют пассивно-оборонительную реакцию только при строго изолированных условиях воспитания, да и то в незначительной степени.

С другой стороны вариационного ряда находятся собаки, обладающие генотипом, способствующим исключительно легкому проявлению пассивно оборонительной реакции. Такие собаки проявляют эту форму поведения даже при свободном воспитании. Между этими крайними полю-

**Таблица 5. Соотношение между степенью выраженности
пассивно-оборонительной реакции потомков трех различных
производителей при свободных и изолированных условиях
воспитания**

Производители	Степень выраженности пассивно-оборонительной реакции у потомков, воспитанных в условиях	
	свободы (частные лица)	изоляции (питомники)
1	2	3
Ферро — эрдельтерьер	0	1
Воспитан в условиях свободы.	0	1
Полное отсутствие пассивно-оборонительной реакции	0	1
Среднее	0	0,7
Камор — немецкая овчарка	3	5
Воспитан в условиях свободы.	1	4
В возрасте около 1 года проявил некоторую пассивно-оборонительную реакцию,	0	4
которая с возрастом почти исчезла	0	3
	0	3
	0	2
	0	2
	0	1
Среднее	0,5	2,4
Абрек — немецкая овчарка	3	5
Воспитан в условиях свободы	3	5
Происходит от матери,	2	5
у которой была значительно выражена пассивно-оборонительная реакция.	1	4
	0	4
Проявлял некоторую пассивно-оборонительную реакцию.	0	3
Среднее	1,5	4,3

сами помещается непрерывный ряд особей, обладающих различными нормами реагирования в проявлении пассивно-оборонительной реакции.

Приведенный анализ формирования двух различных реакций поведения показал сходные явления. Во-первых, наличие значительной изменчивости в индивидуально приобретенном поведении, возникающем в ответ на сходные внешние воздействия. Эта изменчивость определяется различным генотипом животных. Во-вторых, наличие непрерывного ряда

переходов от особей, у которых определенное поведение формируется под ведущим влиянием внешних факторов, до особей, у которых данное поведение возникает под ведущим влиянием внутренних, генотипических факторов. В-третьих, возможность исключительно легкого, почти без всякого предварительного опыта, формирования определенного поведения у тех особей, у которых имеются соответствующие генотипические предпосылки к его возникновению. В то же время у других особей такое поведение возникает только после длительного индивидуального опыта или очень сильного воздействия внешних факторов.

Проведенное исследование выработки условного рефлекса аппортировки и формирования оборонительного поведения у собак принесло ряд фактов, подтверждающих выдвинутые нами представления о соотношении между индивидуально приобретенными и врожденными реакциями поведения. Приведенные факты указывают, что при возникновении в популяции индивидуально приобретенной биологически полезной формы поведения могут создаваться условия для действия естественного отбора в направлении замены роли "внешних" факторов, определяющих возникновение этого поведения, "внутренними" факторами. Процесс такой замены можно понимать как фиксирование в популяции врожденного, инстинктивного поведения, развивающегося под действием отбора из материала, выявляемого индивидуально приобретенным поведением животного.

Рассмотрим на примерах исследованных нами реакций поведения ход этого, с нашей точки зрения неизбежного, процесса.

Предположим, что для какой-нибудь популяции собак (или других животных) биологически выгодно выработать условный рефлекс ношения или подноски тех или других предметов и особи этой популяции выработают соответствующий условный рефлекс. Быстрота образования этого рефлекса будет весьма различной у отдельных особей. Наличие изменчивости в этом отношении ясно видно из приведенного выше материала. Те особи, у которых этот рефлекс вырабатывается быстрее, будут иметь преимущество в борьбе за существование. Это поведет к положительному отбору соответствующих особей; отобравшиеся особи передадут по наследству своим потомкам соответствующие генотипические предпосылки. Начнется отбор из поколения к поколению особей, обладающих склонностью к выработке этого рефлекса.

Кривая изменчивости в популяции будет от поколения к поколению сдвигаться в сторону ускорения образования этого условного рефлекса. Так как крайние представители вариационного ряда, наиболее легко вырабатывающие рассматриваемый условный рефлекс, отличаются, как мы видели выше, генотипически обусловленным поведением даже без предварительного обучения носить во рту те или другие предметы, то естественный отбор поведет к постепенному увеличению процента таких собак, пока все особи популяции не будут обладать этим свойством поведения. Как только это осуществится, мы сможем сказать, что произошла замена внешних факторов, игравших ведущую роль в формировании

данного поведения, внутренними факторами, т.е. условно-рефлекторное поведение у особей этого вида заменилось безусловно-рефлекторным инстинктивным поведением.

Совершенно такой же процесс будет происходить с пассивно-оборонительной реакцией. Предположим, что какая-нибудь популяция собак одичала. Воспитываясь в условиях, где щенки не видят людей, вырастающие собаки сохраняют рефлекс естественной осторожности, который проявится в виде пассивно-оборонительной реакции. Степень ее выраженности, обусловленная различным генотипом отдельных особей, будет весьма различной. Предположим далее, что люди начнут уничтожать этих одичалых собак. В первую очередь уничтожат тех особей, которые обладают наименее резко выраженной пассивно-оборонительной реакцией. Начнется положительный отбор собак, проявляющих пассивно-оборонительную реакцию в наиболее резкой форме в ответ на данные условия существования, и потомки этих собак даже при домашнем воспитании сохраняют наследственно "зафиксированное" поведение.

Основной направляющей причиной развития врожденного безусловнорефлекторного поведения из индивидуально приобретенного является, таким образом, естественный (или искусственный) отбор по наследственным наклонностям к возникновению тех или других индивидуально приобретаемых реакций поведения.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СООБРАЖЕНИЯ

Анализ приведенных выше фактов показывает, что при формировании различных реакций поведения переход ведущей роли от внешних факторов к внутренним может обуславливаться биологической необходимостью.

Биологическая необходимость замены внешних факторов, определяющих поведение, внутренними, врожденными факторами, проливает, как нам кажется, свет на вопрос о путях образования целесообразности инстинктивного поведения животных. Поражающая нас целесообразность, приспособленность врожденных инстинктивных форм поведения к тем условиям, в которых живет животное, делается понятной, если рассматривать данную форму поведения как эволюционирующую по пути, проложенному наследственно зафиксированным индивидуальным опытом.

Все многообразные пробы и ошибки, посредством которых каждое животное наилучшим образом приспособляется к условиям жизни, создавая материал для действия отбора, могут оказать тем самым формирующее влияние и на поведение потомков.

Одной из причин целесообразности инстинктивности поведения животных может явиться биологическая необходимость замены (под влиянием отбора) внешних факторов формирования поведения внутренними.

Хотя между условным и сложно-безусловным рефлексом и имеется глубокая качественная разница, однако эволюция сложно-безусловного

рефлекса из "наследственно-фиксирующегося" условного рефлекса могла идти по пути чисто количественного превращения. Путь этой эволюции нам представляется в следующем виде. Животные, попадающие в изменившиеся условия существования и выработавшие определенные условные рефлексы — привычки, приспособляющие их к новым условиям жизни, могут передавать своим потомкам некоторые наклонности к выработке этих условных рефлексов. На первом этапе это может происходить путем теснейшего переплетения передающихся путем подражания традиций и результатов начавшегося отбора. Ллойд Морган приводит следующий факт: "после того как через шотландские болота проведены были телеграфные проволоки, тетерева, ударявшиеся о проволоки, на первых порах умирали в больших количествах. Но спустя год или два это вымирание прекратилось". По этому поводу он задает вопрос: "Унаследовали ли молодые птицы привычку летать, избегая проволок? Или эта привычка была сообщена им с помощью традиций?" Мы полагаем, что на этот вопрос надо ответить так: возможно, что и традиция, и начавшийся отбор особей, научившихся наиболее легко избегать провода и воспринимать самую эту традицию, шли рука об руку, тесно переплетаясь друг с другом.

На этой стадии наследственная готовность к приобретению определенных навыков может быть еще и столь незначительной, что если исчезают новые условия, то сейчас же исчезает и начавшее приспособляться к ним поведение животных. Так, Вагнер указывает, что "фазаны, которых держали в полуневоле, отводя им определенные лесные участки и ставя кормушки, тетерева, которых из поколения в поколение держали в неволе, приобретали новые навыки вместо тех, которым следовали, руководясь инстинктом, но, вернувшись к свободной жизни, те и другие теряли приобретенное, и прежние инстинкты у них восстанавливались в своем первоначальном виде" (Вагнер, 1925. С.56).

Более длительное пребывание животных в новых условиях может закреплять наклонности к выработке специфических, необходимых в данных условиях навыков. На этой стадии наследственного фиксирования приобретаемых индивидуальным опытом навыков возможно развитие специальных наклонностей к более легкой выработке определенных рефлексов, помогающих животным в их борьбе за существование.

С подобным случаем легкой выработки определенного условного рефлекса мы встречаемся, очевидно, у гончих собак, обладающих наклонностью "сваливаться" в кучу по первому же сигналу, "ибо в течение сотен поколений особи, не усваивающие себе требуемых навыков, убивались доезжачими" (Вагнер, 1913).

Дальнейшая стадия "фиксирования" индивидуально-приобретенных реакций поведения может выражаться уже не только в легкости выработки определенных условных рефлексов, но и в том, что некоторые черты данного индивидуального рефлекса будут проявляться в последующих поколениях без всякого предварительного индивидуального опыта. Индивидуальный опыт в этом случае будет лишь развивать и усиливать

те черты поведения, которые уже оказываются наследственно закрепленными отбором.

Сюда относится, как мы полагаем, появление натурального рефлекса, когда собака исключительно быстро, "с места" начинает вырабатывать условный рефлекс на незнакомый ей до этого времени запах съедобного вещества (Цитович, 1911).

К этой же группе наследственно фиксирующихся условных рефлексов должно быть отнесено, возможно, и поведение гончих собак. Характерное поведение гончей собаки выражается в том, что собака с лаем преследует по следу зверя. Для развития данного поведения необходима так называемая "нагонка", т.е. особая тренировка. Однако характерное поведение гончих собак может проявляться и в отсутствии внешнего раздражителя, обычно его вызывающего: зверя и его следа. Проявление подобного поведения мне удалось наблюдать на стае очень породистых молодых гончих собак, еще никогда не бывших на охоте. Будучи выпущенными в большой отгороженный лесной выгул, некоторые из этих собак проявили совершенно характерное поведение гончей собаки, гонящей зверя по следу. Они нюхали землю и с совершенно типичной для гончих собак манерой с лаем "гнали" отсутствующего и никогда ими не виданного зверя. Притом эта мнимая охота носила весьма упорный характер. Собаки эти никогда до этого не были на охоте и никаких следов в выгуле не было. Щенки эти воспитывались с месячного возраста под моим наблюдением в вольерах около нашей лаборатории. Отсутствие следов в выгуле я специально проверял по только что выпавшему снегу.

В то время этот факт произвел на меня большое впечатление. В самом деле, при отсутствии раздражителя (зверя или его следа) у собак, которые никогда до этого не были на охоте, но только принадлежали к известной линии охотничьих собак, проявилась типичная реакция в отсутствие специфического внешнего раздражителя. Следовательно, аппарат, необходимый для данного поведения, созрел и готовность к нему настолько оформилась, что даже в отсутствии внешнего раздражителя эта созревшая готовность к реакции начинала неудержимо проявляться, обнаруживая результат того длительного искусственного отбора, которому в сотнях поколений подвергались предки современных высокосортных гончих собак.

Подобные проявления инстинктивных реакций при отсутствии специфических внешних раздражителей приведены и в литературе. Лоренц описывает, например, поведение скворца, выращенного в искусственных условиях, который в отсутствие мух производил мнимую на них "охоту" со всеми характерными для нее деталями поведения. Проявление подобного поведения при отсутствии специфического внешнего раздражителя Лоренц назвал "реакцией вхолостую". По его мнению, проявление подобных реакций характерно для "чистых инстинктов", порог раздражения которых делается настолько низким, что уже не нуждается в адекватных для своего проявления раздражителях (Lorenz, 1935, 1937).

Эти случаи проявления "фиксирующихся" в филогенезе реакций по-

ведения уже граничат с настоящими инстинктами, когда определенный комплекс поведения проявляется во всем своем готовом виде, не требуя уже никакого обучения для своего проявления. По Дарвину: "Если бы трехлетний Моцарт стал играть на фортепиано не после поразительно малой практики, а совсем без практики, то справедливо было бы сказать, что он это делает инстинктивно".

К группе строго фиксированных инстинктивных реакций поведения относятся многообразные, столь богато описанные в литературе инстинктивные формы поведения птиц, когда для выполнения того или другого, нередко весьма сложного действия уже не требуется индивидуального опыта, как мы это видим, например, в случае выполнения акта плавания только что вылупившимися водоплавающими птицами или акта полета молодыми ласточками.

Все подобные врожденные инстинктивные реакции поведения являются уже строго наследственно фиксированными видовыми формами поведения, приспособляющими животных к тем условиям жизни, в которых в течение сотен поколений обитали их предки, борясь за свое существование как своим индивидуальным, так и видовым опытом.

Таким образом, мы считаем, что индивидуально приобретенное условно-рефлекторное поведение и безусловно-рефлекторное инстинктивное поведение в своем происхождении отделены непрерывным рядом чисто количественных переходов, не позволяющих провести между ними строгой демаркационной линии. Однако это не значит, что между ними нет качественной разницы. Эта разница есть, и она чрезвычайно глубока, но ее глубина теряется, если рассматривать эти формы поведения в их историческом развитии.

Можно предположить, что развитие врожденных форм поведения по пути, проложенному индивидуально приобретенными реакциями, может идти по двум направлениям эволюции нервной системы.

Во-первых, различие в выработке того или другого условного рефлекса у различных особей может обуславливаться различными особенностями тех или иных подкорковых областей. В этом случае при положительном отборе особей с наибольшей склонностью к выработке определенного условного рефлекса в филогенезе будет происходить изменение подкорки, которое в свою очередь, будет обуславливать быстроту и прочность выработки данного условного рефлекса. Это путь на закрепление и дифференцировку определенных аппаратов мозгового ствола. Сама кора головного мозга в этом случае изменяться не будет.

Во-вторых, различие в выработке того или другого условного рефлекса у различных особей может обуславливаться различной функциональной активностью тех или иных систем в коре головного мозга. В этом случае при положительном отборе особей с наибольшей склонностью к выработке определенного условного рефлекса будет происходить отбор животных с наибольшей активностью тех функциональных отделов коры головного мозга, которые связаны с выработкой этого условного рефлекса. В этом случае через отбор определенного условного реф-

лекса в филогенезе будет изменяться сама кора головного мозга. Это путь на дифференцировку и развитие функциональных систем коры головного мозга.

Мы полагаем, что филогенетическое закрепление индивидуального опыта идет по обоим указанным направлениям эволюции нервной системы.

Однако первый путь наследственного закрепления индивидуального опыта через отбор соответствующих подкорковых аппаратов нам представляется более ограниченным, открывающим меньше разнообразия возможностей, чем второй. По первому пути может идти отбор индивидуально приобретенных реакций поведения, совпадающих с филогенетически уже ранее существующими у данного вида животных безусловно-рефлекторными формами поведения.

Со вторым путем связано возникновение филогенетически новых реакций поведения, направление развития которых может идти в сторону приспособления коры головного мозга к легкой выработке специальных условных рефлексов, приспособляющих животных к многообразным и новым условиям среды.

Кора головного мозга, возникнув в филогенезе как орган высочайшей пластичности, великолепно приспособляющий животное в течение онтогенеза ко всем многообразиям внешнего мира, одновременно несет в себе и черты специализации приспособления к определенным условиям жизни, выражающейся в наклонности к выработке тех или других специальных условных рефлексов.

Являясь органом, ответственным в основном за возникновение временных, индивидуально приобретенных реакций поведения, кора головного мозга, быть может, способна обуславливать и некоторые черты безусловно-рефлекторного инстинктивного поведения как отражение результата наследственного фиксирования индивидуально приобретенного поведения.

Морфологическое отражение этого процесса можно видеть в том, что, поднимаясь по филогенетическому ряду, кора головного мозга оказывается все более и более дифференцированной в отношении корковых проекционных зон. "Идя от птиц к более высоко организованным существам мы видим все большее и большее расхождение проекционных зон, все большее и большее проявление локализации. Добравшись до уровня наших лабораторных животных, мы видим довольно хорошо обособленные проекционные зоны, но значительно переслаивающиеся, как это себе представляют Лючиани и И.П. Павлов. Переходя к еще более высоко организованным существам, мы видим еще большее уточнение локализации" (Орбели, 1938. С.164).

Будучи, таким образом, органом, повышающим в филогенезе общую приспособляемость животных, т.е. выражением ароморфоза, по терминологии Северцова, кора головного мозга с ее функциональными центрами, возможно, является одновременно и органом, повышающим приспособляемость животных к специальным условиям жизни, т.е. способствующим идиоадаптации, по терминологии Северцова (1922).

Возможные пути происхождения наследственных и инстинктивных реакций поведения, намеченные в настоящей работе, являются не единственными возможными путями возникновения данных форм поведения. Пути наследственного фиксирования индивидуально приобретенного поведения возможны только у тех животных, у которых имеются большие возможности к возникновению индивидуально приобретенного поведения. Врожденные реакции поведения, по-видимому, возникают в филогенезе не только в результате "фиксирования" индивидуальных форм поведения, но и посредством эволюции реакций поведения, связанных с низшими отделами центральной нервной системы. Это уже самостоятельный путь возникновения врожденных форм поведения у животных, стоящих на низких ступенях филогенетической лестницы и имеющих ограниченные возможности к возникновению индивидуально приобретенного поведения. Возникновение инстинктов в результате наследственного фиксирования индивидуально приобретенного поведения должно иметь у них небольшое значение. Основным путем формирования инстинктов у таких животных — это непосредственная эволюция уже существующего инстинкта. Прекрасный пример подобного рода — эволюция инстинкта строительства у паукообразных, описанная Вагнером. Как показал этот исследователь, архитектуры построек паукообразных бывают, с одной стороны, сходными у близко родственных между собой групп, с другой стороны, пауки, далеко отстоящие друг от друга в систематике, имеют постройки различного типа. Это дает возможность Вагнеру сделать вывод, что "каждая черта, каждая частность постройки иногда может быть прослежена в целом ряде генетических, связанных между собой таксономических групп". В этом случае происходит непосредственный отбор от одной инстинктивной формы поведения к другой — непосредственная эволюция самого инстинкта.

Итак, мы полагаем, что филогенетическое возникновение и эволюция инстинктов может происходить:

во-первых, в результате наследственного фиксирования индивидуально приобретенных реакций поведения: а) путем отбора подкорковых аппаратов, способствующих скорости и прочности выработки определенного условного рефлекса; б) путем дифференцировки коры на морфо-физиологические корковые системы;

во-вторых, путем непосредственной эволюции подкорки в результате прямого отбора врожденных реакций поведения животных.

Нам представляется, что эволюция врожденных форм поведения в результате наследственного фиксирования индивидуально приобретенных реакций поведения имеет большие преимущества перед непосредственной эволюцией мозгового ствола путем прямого отбора врожденных форм поведения. Увеличенная возможность к наследственной изменчивости, лежащая в основе этого пути эволюции, прокладывает путь для наследственного закрепления адаптивных форм этой изменчивости, создает предпосылки для ускоренной эволюции безусловно рефлекторного поведения животных.

Филогенетическое развитие коры головного мозга с этой точки зрения является биологически выгодным не только в качестве органа, дающего возможность для высочайшего приспособления каждого отдельного индивидуума к среде его обитания, но также и в качестве аппарата, ускоряющего филогенетическую эволюцию видов.

Высказанный взгляд на роль коры головного мозга в эволюции врожденных, инстинктивных реакций поведения является частной иллюстрацией взаимоотношения врожденных и приобретенных признаков животных. Каждый ненаследственный модификационный признак, выявляя генотипические возможности организма, увеличивает тем самым как скорость, так и возможные направления эволюционного процесса. Модификации являются, по нашему мнению, теми "разведчиками", которые, постоянно следуя за изменениями внешних условий, "направляют" генотипическую изменчивость в наиболее выгодную для филогенетической эволюции сторону. Материалом для эволюции видов является, таким образом, постоянно изменяющийся мутационным процессом генотип животного, который направляется естественным отбором в русло модификационной изменчивости, создавая возможность для самой модификационной изменчивости давать биологически наиболее целесообразные ответные реакции на изменения внешних условий.

Во взаимоотношении врожденных (инстинктивных) и приобретенных реакций поведения наиболее ярко, как нам кажется, выступают все те закономерности, которые существуют между врожденными и приобретенными признаками организма вообще. Многие из существующих противоречий по вопросу определения понятия инстинкта, происхождения инстинкта и его зависимости от приобретенных реакций поведения сделались бы более понятными при рассмотрении этих вопросов в свете причин индивидуального и исторического развития данной формы поведения. Настоящая работа, являясь одной из немногих работ в этом направлении, пытается пролить свет на некоторые из этих вопросов.

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ СВОЙСТВ ПОВЕДЕНИЯ У ЖИВОТНЫХ*

Изучение изменчивости, наследственности и наследственного осуществления свойств поведения является важным вопросом в проблеме исследования поведения животных, и в частности их высшей нервной деятельности.

Не случайно, что создатель учения о высшей нервной деятельности И.П. Павлов выдвинул в качестве актуальнейшего вопроса изучение генетики высшей нервной деятельности, организовав для этого специальную лабораторию в Колтушах, возглавляемую ныне Л.А. Орбели.

Несмотря на важность этого вопроса как для физиологов, так и для генетиков и селекционеров (особенно служебных и охотничьих собак), в литературе, кроме небольшой, устаревшей сводки Бурлингема (Burlingame, 1927), нет обзорных работ по данному кругу исследований. Задачей настоящей работы является попытка наиболее полного обзора литературы, касающейся изменчивости, наследственности и наследственного осуществления свойств поведения животных.

Основными объектами, на которых проводились эти работы, были крысы, мыши и собаки; некоторые работы проведены на птицах и насекомых (дрозофила).

Свойства поведения, на которых изучались закономерности их наследования, могут быть разбиты на три основные категории.

1. Специфические свойства поведения, как, например, злобность, пугливость собак, крыс и мышей, те или другие особенности поведения охотничьих собак и т.п. В основе этих специфических свойств поведения лежат, очевидно, сложные безусловные рефлексы поведения или инстинкты.

2. Общие свойства нервной системы, которые могут быть охарактеризованы как степень общей возбудимости нервной системы, проявляющейся в различной моторной активности животного.

3. Различная обучаемость животных (сюда должны быть отнесены работы по наследованию типов высшей нервной деятельности).

Наиболее удобно изложить весь фактический материал, разгруппировав его по отдельным объектам, выделяя при этом изучаемые свойства поведения по трем приведенным категориям.

Начнем с рассмотрения работ, проведенных на крысах и мышах — первых объектах систематического изучения изменчивости и наследственности свойств поведения.

Первая работа в этой области исследований принадлежит Иерксу (Yerkes, 1913), который изучал наследование комплекса — злобности, дикости и пугливости (savageness, wildness, timidity) крыс. Оценка данных свойств производилась визуально. Каждое свойство оценивалось по шестибальной шкале. При скрещивании диких крыс с лабораторными оказа-

*Успехи соврем. биологии. 1946. Т. 22, вып. 1 (4). С. 48—62.

лось, что гибриды первого поколения по данному комплексу поведения являются промежуточными между обеими родительскими линиями. Гибриды F_1 были более злобными, дикими и пугливыми, чем гибриды F_2 . В то время как гибриды первого поколения приближались по своей дикости и пугливости к диким крысам, гибриды второго поколения приближались по этому свойству к лабораторным животным. Во втором поколении наблюдалась бóльшая изменчивость, чем в первом.

В результате своего исследования автор приходит к выводу, что комплекс злобности, дикости и пугливости, свойственный диким крысам, является наследственным признаком.

Вслед за этой пионерской работой в области изучения наследования свойств поведения был предпринят ряд исследований, подвергших генетическому анализу реакции поведения животных.

Кобурн (Coburn, 1922) исследовал наследование пугливости и дикости у мышей, скрещивая диких мышей с лабораторными. Автор придерживался методики Иеркса, примененной к крысам. Располагая большим материалом (1300 особей), он пришел к выводу о возможности наследования дикости и пугливости по менделевской схеме. Гибриды первого поколения проявляли меньшую пугливость и дикость, чем их дикие родители, однако бóльшую, чем лабораторные мыши. Гибриды второго поколения были несколько менее пугливы по сравнению с гибридами первого поколения. Анализируя полученные данные, Кобурн приходит к выводу, что пугливость, дикость мышей определяются не одним, а несколькими наследственными факторами.

Даусон (Dawson, 1932) работал с наследованием "дикости" у мышей. На большом материале (3376 животных), применяя точную, объективную методику учета интенсивности реакции убегания при испуге, он показал, что пугливость наследуется у мышей как доминантный признак, на выражение которого влияет несколько модификаторов. Полученные цифры настолько близки к ожидаемым, что заставляют признать сделанные автором выводы правильными.

К этой же категории исследований могут быть отнесены работы Садовниковой-Кольцовой (1925, 1928, 1931). Поставив задачу исследовать наследственность свойств поведения, Садовникова-Кольцова производила селекцию по обучаемости крыс в лабиринте Хамптон-Курт. Крысы обучались нахождению наиболее короткого пути к пище в довольно сложном лабиринте. Показателем быстроты обучаемости служило время, потраченное на прохождение лабиринта в течение 10 опытов. Проведенный инбридинг на большую и небольшую быстроту обучаемости позволил вывести две линии крыс. Одну, обладающую большой быстротой обучаемости, другую — малой. Разница индексов быстроты обучаемости (логарифмы времени, затраченного на 10 опытов обеих линий) оказалась статистически вполне достоверной. Разница между обоими индексами в 20 раз больше вероятной ошибки. Эти данные с несомненностью указывали на генотипически обусловленное различие в обучаемости обеих линий крыс.

Анализируя причину длительности обучения линии медленно обучающихся крыс, автор предположил, что это может обуславливаться значительной пугливостью особей этого семейства, а не медленностью выработки у них условных рефлексов. Для ответа на этот вопрос была предпринята работа с обучением представителей обоих семейств в стоновом аппарате. Характерной особенностью этого аппарата является то, что животное подгоняется захлопыванием за ним ряда дверей по мере прохождения пути. При этом подсчитывалось число делаемых крысой ошибок за каждые 10 опытов. Обучение крыс в этом аппарате производилось, таким образом, на основе двух рефлексов: пищевого и оборонительного. Оказалось, что кривая обучения в стоновом аппарате для обеих линий крыс тождественна. Эти данные указывают на то, что причиной различия в скорости обучения двух отобранных линий является не различие в способности к выработке условных рефлексов, а различие в рефлексе на "свободу", или оборонительном рефлексе.

Крушинский (1946) предпринял работу по исследованию наследования и наследственного осуществления оборонительного поведения у крыс. Измерение степени оборонительного поведения производилось в 6-метровом коридоре. Учитывались время наступления реакции и быстрота пробежки при испуге сильным звуковым раздражителем. Было обнаружено, что при испуге у крыс наблюдается значительная экзофтальмия, измеряемая окуляр-микрометром под бинокуляром и могущая служить показателем степени оборонительной реакции.

Исследование показало, что дикие крысы по степени оборонительной реакции резко отличаются от белых крыс. Метисы F_2 в возрасте до 2 мес приближаются по своей оборонительной реакции к диким крысам. Метисы F_2 (обратное скрещивание) обнаруживают большую изменчивость в поведении, указывающую на происходящее расщепление.

Большой размер надпочечников диких крыс по сравнению с белыми (Donaldson, 1924) привел к предположению, что одной из причин повышенной пугливости диких крыс может явиться бóльшая функциональная активность их надпочечников.

Предпринятые для доказательства этого положения опыты с удалением надпочечника, гипофиза (как стимулятора надпочечников) и искусственным возбуждением крыс (инъекцией кокаина) дали достаточно убедительные данные, подтвердившие высказанное предположение.

Общий механизм формирования оборонительного поведения крыс, согласно исследованию Крушинского, можно себе представить следующим образом. У диких крыс существует наследственно обусловленная оборонительная реакция. Ее полное выражение возможно при достаточной степени общей возбудимости животного, которая поддерживается усиленным функционированием коры надпочечника, находящейся, в свою очередь, под стимулирующим воздействием гипофиза.

Метисы от скрещивания диких крыс и белых крыс наследуют, помимо оборонительной реакции диких крыс, еще и усиленно функционирующую

кору надпочечника, необходимую для поддержания высокой возбудимости нервной системы, которая необходима, в свою очередь, для проявления и выражения оборонительной реакции.

Эта работа дала, таким образом, новый материал не только по наследованию, но и наследственному осуществлению признаков поведения крыс.

Интересные исследования, указывающие на зависимость наследования свойств поведения и окраски шерсти, опубликованы Килером и Кинг (Keeler, King, 1942).

Изучая мутации окраски шерсти, возникшие в линии диких крыс, содержащихся в течение многих поколений в неволе, авторы обнаружили, что мутантные особи отличаются от диких крыс по поведению. Причем особи некоторых мутантных линий гораздо менее дики, чем крысы исходной серой линии.

Авторы считают, что полученные ими данные указывают на возможный путь доместикации диких крыс. Можно предположить, что лабораторные альбиносы возникли не в результате длительной селекции мелких мутаций, изменивших их дикое поведение, а в результате нескольких мутаций окраски шерсти, имевших плеiotропный эффект и на поведение.

Значительную роль в снижении степени дикости серых крыс оказали, очевидно, гены "black" и "piebald", присутствующие в криптомерном состоянии у крыс большинства линий лабораторных альбиносов.

Подводя итоги приведенным выше работам по наследованию реакций поведения у мышей и крыс, можно сказать следующее. У этих животных изучались в основном оборонительные реакции поведения, доказавшие их генотипическую обусловленность. Проведенные исследования единогласно указывают на доминантный характер наследования дикости, пугливости у крыс и мышей. Нам кажется, что более точную картину наследования пока трудно определить; однако, очевидно, наследование данных реакций поведения происходит не монофакториально. Об этом же свидетельствуют исследования по наследственному осуществлению данных реакций поведения, вскрывающие сложную картину взаимоотношений, происходящих при формировании данного поведения.

Переходим к разбору наследования другого свойства поведения крыс и мышей, обозначаемого обычно как спонтанная активность, в основе которой лежит определенная степень общей возбудимости нервной системы животного.

Первой работой, в которой изучалась изменчивость спонтанной активности различных линий крыс, было исследование Утсурикава (Utsurikawa, 1917). Этот автор изучал различие в поведении между инбридированной и аутбридированной линией крыс. Регистрация спонтанной активности и активности в ответ на внешние раздражения показала, что аутбридированная линия крыс была более активной, менее дикой и менее реактивной в ответ на звуковые раздражители.

Рундквист (Rundquist, 1933) поставил задачу исследовать, наследуется ли спонтанная активность крыс, измерявшаяся во вращающихся колесах

(revolving drum). Измеряя в течение пяти генераций спонтанную активность двух линий крыс, автор установил наличие некоторого различия между ними: одна линия была несколько активнее другой. С пятой генерации начался систематический отбор на активность и правильный инбридинг. В более активной линии начался положительный, а в менее активной — отрицательный отбор по данному свойству. В результате сразу же произошло резкое расхождение в активности между обеими линиями. Наиболее резкий эффект отбора сказался на малоактивной линии. Проводившаяся в течение семи генераций селекция дала следующий результат: средняя суточная активность (исчисляемая в тысячах оборотов колеса) оказалась в активной линии для $\sigma\sigma$ — 123 ($\sigma = 53$), для ♀♀ — 102 ($\sigma = 66$); в малоактивной линии для $\sigma\sigma$ — 6 ($\sigma = 5$), для ♀♀ — 20 ($\sigma = 24$). Разница между активной и неактивной линиями оказалась статистически вполне достоверной, более чем в 10 раз превышая свою вероятную ошибку. На основании большей изменчивости активной линии и более слабого эффекта селекции в ней автор считает, что она менее гомозиготна, чем неактивная линия, и делает вывод о неполном доминировании повышенной активности.

Броди (Brody, 1942) провела работу, сходную с исследованием Рунд-куиста. Она изучала влияние селекции на спонтанную активность (измеряемую во вращающихся колесах) белых крыс. Суточная активность каждой подопытной крысы измерялась в течение трех недель. Роль селекции в увеличении активности была изучена в течение 29 генераций и ее уменьшение — в течение 25 генераций. Селекция оказалась малоэффективной в линии активных крыс. В линии малоактивных животных, после элиминации в пятой генерации активных особей, спонтанная активность всех последующих генераций значительно снизилась.

Работа по выяснению наследования спонтанной активности крыс была предпринята также Садовниковой-Кольцовой (1933, 1934). Она измеряла во вращающихся колесах суточную активность диких и лабораторных крыс. Оказалось, что дикие крысы пробегают в сутки от 5,9 до 17,5 км. Лабораторные крысы оказались значительно менее активными, пробегая в среднем 1,22 км за сутки (малоактивный штамм) и 4,7 км за сутки (активный лабораторный штамм).

Гибриды первого поколения, полученные от скрещивания диких и лабораторных крыс, оказались промежуточными по своей активности между обеими родительскими формами; их средняя активность в одном случае оказалась равной 12,66 км, а в другом случае — 7,3 км за сутки.

Таким образом, эти работы с несомненностью указали, что степень общей возбудимости у крыс находится в тесной зависимости от генетических факторов. Нет никакого сомнения, что наследование степени возбудимости происходит полифакториально, причем повышенная возбудимость, очевидно, имеет неполное доминирование над малой возбудимостью.

Перейдем теперь к рассмотрению работ, в которых изучались изменчивость и наследственность различной обучаемости у крыс и мышей. Эти работы должны быть особенно интересны, так как они подходят к вопро-

су изучения высшей нервной деятельности как раз с той стороны, которая была намечена Павловым в последние годы его жизни.

Первые работы, посвященные вопросу изменчивости обучаемости у крыс и мышей, принадлежит Аде Иеркс (Yerkes, 1916) и Баггу (Bagg, 1916).

Иеркс изучала обучаемость двух линий крыс: одну, неинбридированную, и другую, разводимую в течение длительного периода в тесном инбридинге (линия из Вистарского института анатомии и биологии). Крысы обучались в круговом лабиринте Ватсона. Обучение считалось законченным, когда животное проделывало три пробежки подряд без ошибок. Оказалось, что неинбридированные крысы обучались немного быстрее, чем инбридированные (65,00 уроков требовалось для обучения инбридированных и 52,25 – неинбридированных). Поведение крыс у инбридированной линии оказалось более хаотичным, чем у крыс неинбридированной линии. Сходные результаты были получены при обучении крыс обеих линий в дифференцировочной камере Иеркса (Yerkes discrimination box). Здесь для обучения инбридированных крыс требовалось больше времени, чем для неинбридированных. Однако автор указывает, что при усложнении работы, т.е. в более трудных условиях, инбридированные крысы проявляли более четкое поведение, чем неинбридированные.

Багг поставил перед собой задачу исследовать индивидуальное и семейное различие в поведении мышей (нахождение правильной дороги к пище в довольно простом лабиринте). Наблюдалась большая изменчивость в быстроте обучаемости. Сравнивались линии белых и желтых мышей. Оказалось, что средняя быстрота обучаемости белых мышей за 15 последних опытов $27,5 \pm 2,0$ сек с 9 ошибками за урок, желтых мышей – $83,0 \pm 7,0$ сек и две ошибки за урок. Наблюдалось ясное сходство в обучаемости особей одних и тех же пометов. Обе эти работы впервые показали, что такое сложное и комплексное свойство, как способность к обучаемости, может определяться наследственными факторами.

Тольман (Tolman, 1924) провел селекцию в течение двух генераций у крыс, обучавшихся в лабиринте. Производился отбор наиболее хорошо и наиболее плохо обучающихся особей. В результате средняя способность к обучению в обеих группах сдвинулась в сторону проводившейся селекции. Эта работа впервые показала, что путем отбора можно сдвинуть способность к выработке индивидуально приобретенного опыта.

Наиболее детальной работой по изучению наследственности в способности к выработке условных рефлексов является исследование Викари (Vikari, 1929), проведенное на мышах.

Была изучена обучаемость японских танцующих мышей (*Mus wagneri asiatica*) и трех линий обычных мышей (*Mus musculus*): альбиносов, ослабленных коричневых (*dilute brown*) и ненормальноглазых (*abnormal-x-ray-eyed*). Оказалось, что каждая линия имеет характерную для нее кривую скорости обучаемости. Скрещивания, проведенные между представителями этих линий мышей, показали, что быстрая обучаемость доминирует над обучаемостью более медленной.

На основании расщепления, полученного во втором поколении, автор указывает, как на одну из возможностей, что различие в обучаемости

между коричневыми и белыми мышами обусловлено монофакториально. Однако не отрицается возможность и более сложной картины наследования. Различие в обучаемости между линией альбиносов и японскими танцующими мышами, представителями двух разных видов, обуславливается наличием нескольких факторов.

Большое количество подопытных животных (900 мышей), детальный анализ и обработка материала, проведенные в этой работе, с несомненностью указывают на большую роль наследственности в способности к обучаемости.

Подводя итог работам, в которых изучались изменчивость и наследственность такого общего свойства, как способности к выработке условных рефлексов у крыс и мышей, можно сказать, что эти работы впервые с несомненностью показали, что данное свойство находится под тесным контролем генотипических факторов.

Резюмируя работы, проведенные на мышах и крысах по изучению наследования свойств поведения, можно сказать, что эти исследования с несомненностью установили большую роль наследственных факторов в формировании различных свойств поведения. Однако относительная бедность в разнообразии и дифференцированности поведения этих животных ограничивает возможность более детального изучения наследования свойств поведения на данных объектах.

Для такой работы необходим объект с более высокодифференцированным и изученным поведением. И наиболее удобными для этого животными с несомненностью должны явиться собаки.

Перейдем к рассмотрению работ по изучению на собаках наследственности свойств поведения. Начнем с работ, посвященных наследованию отдельных реакций поведения.

Остановимся прежде всего на литературе по наследованию оборонительных реакций. Хемфри и Уорнер (Humphrey, Warner, 1934) приходят к выводу, что оборонительные реакции у собак являются наследственными признаками. По их мнению, боязнь сильных раздражителей (body sensitivity) и боязнь сильных, резких звуков (ear sensitivity) являются самостоятельными наследственными признаками, однако в своем проявлении и выражении они находятся в зависимости от предшествующей жизни собаки.

Интересные данные получены по гибридам волков с собаками. Относительно этих гибридов у практиков-собаководов имеется совершенно определенное мнение о постоянном проявлении у них резко выраженной трусости. Стефаниц указывает, что метисы между собаками и волками оказываются трусливыми. Помимо собственных наблюдений, он ссылается на английского заводчика Брука, который в течение долгого времени содержал волков, динго и гиеновых собак. Брук сообщил, что он предпочитает иметь дело с взрослыми волками, чем с гибридом волка с собакой. Далее Стефаниц указывает, что в записках *Danischen kennel klubs* сообщается о скрещивании волков с собаками.

Шмид (Schmidt, 1940) описал поведение гибридов волков с собаками. Он указал на проявление у этих животных пугливости и боязни новых

предметов. Во втором поколении произошло ясное расщепление по признакам поведения.

Хемфри и Уорнер указывают также на попытку дрессировать гибридов волков с собаками. Дрессировка продвигалась успешно до тех пор, пока гибриды находились на привязи. Но как только они спускались, невозможно было заставить их повиноваться.

Адамец (1930) указывает, что склонность к одичанию, которую можно поставить в известную связь с пассивно-оборонительной реакцией, наиболее характерна, по наблюдениям овцеводов Патагонии, для гибридов овчарок.

Наследование и наследственное осуществление оборонительных реакций у собак было изучено на большом материале Крушинским (1938). Было обследовано 278 потомков различных скрещиваний. Материал по наследованию пассивно-оборонительной реакции (трусости) был собран им на двух сериях собак. К первой относятся собаки, принадлежащие московским любителям и воспитанные в различных ведомственных питомниках; можно сказать, что условия воспитания этой группы собак были весьма неоднородными. Ко второй относятся собаки, воспитанные в однородных условиях питомника Института Эволюционной физиологии и патологии им. И.П. Павлова. Несмотря на различные условия воспитания, картина наследования в обеих группах была сходной. Оказалось, что в возникновении пассивно-оборонительной реакции большую роль играют генотипические факторы.

При скрещивании между собой трусливых собак подавляющее большинство потомков обладает так же, как и их родители, данной особенностью поведения. Так, у собак, воспитанных в ведомственных питомниках и у московских любителей, от подобных скрещиваний было получено 45 трусливых и четыре нетрусливых потомка. При скрещивании трусливых особей с нетрусливыми получены 61 трусливый и 53 нетрусливых потомка. И наконец, при скрещивании между собой нетрусливых собак были получены 52 нетрусливых и 9 трусливых потомка. Сходные результаты были получены на собаках, воспитанных в институте в Колтушах. Коэффициент корреляции, вычисленный у этих собак между братьями и сестрами в отдельных пометах, оказался $+0,54 \pm 0,06$. Таким образом, эти данные с несомненностью указывают, что генотип играет большую роль в происхождении пассивно-оборонительной реакции собак.

Анализ отдельных родословных указывает на вероятность того, что данное свойство поведения наследуется как доминантное или не полностью доминантное, однако картина этого наследования не может быть сведена к монофакториальной.

Помимо значения генотипа в формировании данного свойства, большое значение имеют внешние факторы.

Работа Выржиковского и Майорова (1933), сделанная в Колтушах, показала, что изолированное от внешнего мира воспитание собак приводит к значительному проявлению у них трусости. Павлов назвал эту трусость "неизжитым рефлексом естественной осторожности". При сопри-

косновении щенков со всем многообразием внешнего мира происходит, по его мнению, постепенное угасание этого рефлекса.

При воспитании щенков в изоляции, где они не имеют возможности встречаться с постоянно меняющимся многообразием окружающей среды, их рефлекс естественной осторожности не изживается, а сохраняется на всю жизнь — собаки оказываются трусливыми.

Таким образом, казалось, что существует две формы пассивно-оборонительной реакции: одна генотипически обусловленная, другая возникающая при неблагоприятных условиях воспитания. Однако дальнейший анализ, проведенный Крушинским, показал, что нельзя говорить о двух формах пассивно-оборонительной реакции: генотипически и паратипически обусловленных. Исследуя возникновение пассивно-оборонительной реакции у двух различных пород собак — немецких овчарок и эрдельтерьеров, воспитанных в условиях свободы (у частных лиц) и частичной изоляции (питомники), оказалось, что собаки этих пород дают различный процент трусливых особей как в свободных условиях, так и в изоляции. В условиях свободного воспитания среди эрдельтерьеров оказалось 17% трусливых особей, а среди немецких овчарок — 48,5%. В условиях изоляции среди эрдельтерьеров оказалось 41,5% трусливых особей, а среди немецких овчарок — 88%.

Эти данные показали, таким образом, что собаки различных генотипов проявляют весьма различную степень трусости в ответ на сходные внешние условия, иллюстрируя тем самым тесное взаимодействие между врожденными и приобретенными факторами в формировании данной реакции поведения.

Полученные результаты указывают на наследование не самой пассивно-оборонительной реакции, а скорее определенной нормы реагирования животного на внешние условия его воспитания. Пассивно-оборонительная реакция возникает в результате теснейшего взаимодействия результата влияния внешних факторов с наследственными возможностями организма.

Торн (Thorne, 1944) получил сходные с Крушинским данные по наследованию трусости у собак. Генетический анализ, проведенный на группе 178 собак, принадлежащих питомнику Станции экспериментальной морфологии Корнельского университета, показал, что из 82 трусливых собак 43 особи были потомками очень трусливой суки французской гончей (бассет).

Автор приходит к выводу, что трусость у собак наследуется в качестве доминантного признака, не меняющегося в результате обучения и тренировки.

Анализ наследования активно-оборонительной реакции (злобности) собак (Крушинский, 1938) показал, что возникновение этого поведения находится в тесной зависимости от генотипа животного.

Исследование 121 потомка различных скрещиваний показало следующее: при скрещивании злобных собак между собой родилось подавляющее большинство злобных особей (21 злобная и две незлобные); при скрещивании злобных собак с незлобными родились как злобные, так и

незлобные особи с численным преобладанием злобных потомков (64 злобных и 28 незлобных); от незлобных родителей все 28 родившихся потомка не проявляли активно-оборонительной реакции.

Как эти данные, так и анализ родословных с очевидностью говорят о том, что активно-оборонительная реакция собак — наследственно обусловленный признак, наследование которого, вероятно, имеет доминантный характер.

По форме проявления пассивно- и активно-оборонительные реакции существенно различаются. Первая выражается в убежении животного, вторая — в нападении на незнакомого человека. Нередко встречаются собаки, у которых проявляется и активно- и пассивно-оборонительная реакция одновременно.

Собранный нами генетический материал свидетельствует о большой вероятности независимого наследования этих двух признаков. Большинство злобно-трусливых особей рождаются при скрещивании злобных собак с трусливыми. Скрещивание злобно-трусливых собак с собаками различного поведения дает в потомстве трусливых, злобных и злобно-трусливых особей. Эти явления лучше всего объясняются при допущении независимого наследования активно- и пассивно-оборонительных реакций.

На самостоятельное существование каждой оборонительной реакции указывают также опыты с применением фармакологических веществ (морфий, кокаин), при помощи которых удалось расчленить оборонительное поведение злобно-трусливых собак на отдельные компоненты — активно- и пассивно-оборонительные реакции (Крушинский, 1945).

Анализ наследственного осуществления оборонительной реакции поведения собак показал, что их проявление и выражение находятся в тесной зависимости от степени общей возбудимости животного. Генетически обусловленные реакции (что было доказано для пассивно-оборонительного рефлекса) могут совершенно не проявляться в фенотипе животного при малой его возбудимости. Однако потомство, полученное при скрещивании таких животных с возбудимыми особями, проявляет ясно выраженное оборонительное поведение. Комбинации повышенной возбудимости, передавшейся от своего родителя, с оборонительной реакцией от другого дает в потомстве полное выражение данного свойства поведения.

Но не только путем генетического анализа может быть показана зависимость проявления оборонительных реакций от общей возбудимости. Искусственное повышение общей возбудимости нервной системы (инъекцией кокаина) тех собак, у которых на основании генетического анализа можно было допустить не проявление оборонительного поведения, приводило к проявлению у них данных реакций.

Дальнейший анализ показал, что повышение общей возбудимости нервной системы собак при помощи гипертиреоза, приводя к усилению общей моторной возбудимости нервной системы животного (измерялась при помощи шагомера), вызывает усиление проявления активно- и пассивно-оборонительных реакций. И наоборот, тиреоидэктомия, приводя к

снижению общей возбудимости, обуславливает ослабление или полное исчезновение этих реакций (Крушинский, 1938).

Таким образом, параллельные анализы генетическим и физиологическим методом показали сходные результаты, взаимно подтверждающие друг друга.

Полученные данные, подтвержденные также, как мы видели выше, и в опытах на крысах, позволили автору обобщить результаты своих опытов и допустить, что фенотипическое проявление и выражение реакций поведения находится в зависимости от общей возбудимости нервной системы. Чем выше общая возбудимость, тем интенсивнее выражение реакций поведения животного.

Переходим к генетическому анализу других реакций поведения собак. Уитней (Whitney, 1929) исследовал наследование гона (trail barking) у собак. В результате скрещивания особей, гоняющих зверя по следу с лаем и без лая, в первом поколении рождались всегда лающие на следу собаки. Однако интонация лая, характерная для гончих, не наследовалась. Во втором поколении произошло расщепление на лающих и нелающих на следу зверя собак. Собаки изучались при охоте на енотов.

Склонность легавых собак делать стойку (pointing instinct), т.е. останавливаться перед дичью, привлекла внимание еще Дарвина. Говоря о возникновении этой особенности поведения, он указывал, что раз появились собаки, останавливающиеся на некоторый момент перед дичью, что является остановкой перед броском на добычу, то систематический отбор, который продолжается и теперь, усилил развитие этого признака.

Мархлевский (Marchlevsky, 1930), изучая наследование этого свойства, пришел к выводу, что резко выраженная способность к стойке, характерная для английского пойнтера и выражающаяся в чрезвычайно длительной стойке, имеет неполное доминирование над менее длительной и упорной стойкой, характерной для немецких легавых.

Автор указывает, что способность к так называемому "секундированию" (backing у англичан), выражающаяся в том, что собака делает стойку не только по запаху дичи, но и при виде другой собаки, стоящей на стойке, зависит от особого наследственного фактора, имеющего различное выражение в разных линиях охотничьих собак.

Мархлевский и Уитней указывают, что манера разыскивать птицу нижним чутьем, т.е. по следам и потому с головой, опущенной вниз (часто встречающаяся у немецких легавых), является рецессивной по отношению к свойству пойнтеров высоко держать голову во время поиска и использовать воздушные течения для улавливания запаха, исходящего от самой птицы, а не от ее следа.

Манера молодых собак преследовать добычу с подлаиванием наподобие гончих, свойство, которое проявляется у немецких легавых, является рецессивным по отношению к "молчаливому" способу охоты, который характерен для пойнтеров (Мархлевский).

Согласно данным Уитнея, большая склонность некоторых охотничьих собак залезать в воду наследуется как доминантное свойство.

Инстинкт охоты на птицу у легавых не полностью доминирует над его отсутствием у гончих и других пород.

Говоря о генетическом анализе охотничьего поведения у собак, надо иметь в виду, что приведенные выше данные еще не могут позволить установить истинную картину наследования этих свойств, которая, конечно, гораздо сложнее, чем монофакториальная. Говоря о рецессивном или доминантном наследовании того или другого признака поведения, авторы констатировали в основном только степень сходства гибридов с одним из родителей. Эти данные, несомненно, указывают на то, что отдельные реакции поведения охотничьих собак наследуются, однако для точного выяснения характера наследования требуется еще длительная работа.

Интересная работа по наследованию своеобразной реакции далматских собак сделана Килером и Тримбл. В течение более столетия главным образом в английских поместьях далматские или так называемые "экипажные" собаки селекционировались по признаку бежать под экипажем. В результате такой селекции современные далматские собаки имеют ясно выраженную склонность бежать под экипажем. Некоторые собаки, происходящие из семейства с резко выраженной склонностью к этой реакции, совершенно без всякой выучки бросаются и бегут под экипажем. Обычно эта реакция проявляется в 6-месячном возрасте, но в некоторых случаях значительно раньше. Авторы описывают 2,5-месячного щенка, который по собственному почину покидал своих товарищей по играм и бежал под повозкой на поляне, где проводились работы по уравниванию почвы.

Тенденция бежать под экипажем не исчерпывает всех особенностей данного свойства. Оказывается, что существует индивидуальное различие в положении, занимаемом собакой под экипажем. Одни собаки предпочитают положение у передних колес, другие — у задних. Любителями отдается предпочтение собакам, бегающим у передних колес, почти у самых задних ног лошади. Исследование данной особенности далматских собак показало, что стремление бежать в разном положении под экипажем является наследственным свойством.

Так, от скрещивания между собой собак с "хорошим" (т.е. передним) положением под экипажем (9 пометов) в потомстве оказалось 24 особи с хорошим положением, с "плохим" (т.е. задним) положением — три. От скрещивания между собой "хороших" собак с "плохими" (9 пометов) было получено потомство, в котором с "хорошим" положением было 7 особей, с "плохим" — три. От скрещивания между собой собак с "плохим" положением (два помета) оба полученные потомка имели "плохое" положение.

Эта интересная работа установила, таким образом, что своеобразное, ни с чем не сравнимое поведение далматских собак оказывается наследственным не только в целом, но и в своих деталях. Наследуется не только стремление бежать под экипажем, но также и то, как бежать под ним.

Крушинским (1944) было изучено наследование своеобразной реакции поведения собак, выражающейся в стремлении постоянно держать во

рту какой-нибудь предмет, начиная от большой металлической кормушки и кончая маленькой стружкой или соломинкой. Данное поведение собак, которое может быть охарактеризовано как близкое навязчивому движению, встречается в очень небольшом проценте случаев: кобель немецкой овчарки, обладающий ярко выраженным стремлением к ношению во рту различных предметов, был скрещен с двумя суками, совершенно не проявляющими данного свойства. В одном помете, полученном от скрещивания с немецкой овчаркой, было получено два потомка, один из которых проявлял резко выраженное стремление носить во рту различные предметы, у другого это свойство отсутствовало. От второго скрещивания, с туркменской овчаркой, было получено шесть потомков: два из них проявили данную особенность поведения, а у остальных ее не было.

Автор исследовал еще один помет немецких овчарок, у которого мать имела склонность постоянно держать во рту мелкие щепки или соломинки. Один из трех потомков, точно так же как и мать, носил во рту мелкие предметы.

На основании этих, хотя и немногочисленных, данных можно говорить об очевидности наследования указанного свойства поведения; полученные данные свидетельствуют также о доминантном характере наследования.

Наследственная обусловленность стремления носить во рту предметы подтверждается также тем фактом, что некоторые породы собак (например, ретриверы) обладают склонностью чрезвычайно легко обучаться аппортировке, поэтому и используются для подноса убитой дичи.

Килер и Тримбл указывают, что сиамские кошки также обладают склонностью к ношению предметов. Эти авторы ссылаются на наблюдение К. Келлера, который скрестил аппортирующую кошку с нормальной и получил котенка, носящего в зубах поноску.

Установление факта наследственности у собак таких специфических особенностей поведения, как стремление бежать под экипажем или носить во рту предметы, представляет большой интерес для изучения вопроса о происхождении инстинктов.

При генетическом анализе таких специфических свойств поведения, как указанные выше, мы имеем элементы инстинктивного поведения в их наиболее простом, еще не "осложненном" системой различных взаимоотношений состоянии. Изучение картины их наследования, и особенно наследственного осуществления, может значительно помочь в разрешении многих еще неясных сторон инстинктивного поведения животных.

Установление наследственности разобранных реакций поведения интересно еще и в том отношении, что эти исследования подводят к чрезвычайно существенному вопросу о взаимоотношениях и границах наследственного и индивидуально приобретенного. Ведь в большинстве разобранных случаев можно говорить о наследовании только склонности к обучению тому или другому специфическому поведению, причем окончательное его формирование происходит в результате теснейшего взаимо-

действия между врожденной склонностью и индивидуально приобретенным опытом.

Остановимся теперь на разборе работ по наследованию общей возбудимости нервной деятельности собак.

Адамец (1930) указывает, что чрезвычайно возбудимых английских пойнтеров, очень быстро работающих и потому скоро утомляющихся, скрещивают в Моравии с менее возбудимыми немецкими легавыми; получающиеся гибриды оказываются менее возбудимыми, чем пойнтеры, но более возбудимыми, чем легавые, и потому весьма пригодны для трудных условий охоты в данной местности.

Крушинский (1938), исходя из характеристики повышенно возбудимых собак, данной И.П. Павловым¹, показал, что гибриды в количестве 25 особей, полученные от скрещивания повышенно возбудимых немецких овчарок с мало возбудимыми гильяцкими лайками, оказались в первом поколении или подобно немецким овчаркам повышенно возбудимыми или средневозбудимыми, но все они были возбудимее гильяцких лаек.

Андерсон (Anderson, 1939), используя методику учета возбудимости собак при помощи шагомера, указывает, что различные породы имеют весьма различную суточную активность. Можно выделить три группы собак по этому признаку. К наиболее возбудимой, активной группе принадлежат немецкие овчарки, арабские борзые и спаниели. К средне-активной группе относятся английские бульдоги, таксы и пекинские собаки. К группе малоактивных собак — французские гончие. Были получены следующие потомки: французские гончие × немецкие овчарки F_1 и F_2 ; французские гончие × арабские борзые F_1 и F_2 ; французские гончие × английские бульдоги F_1 и F_2 ; арабские борзые × пекинские собаки F_1 и F_2 .

По возбудимости, активности гибриды первого поколения оказались промежуточными между крайними родительскими группами. Большинство гибридов второго поколения по этим свойствам приближались к гибридам первого поколения, однако отдельные особи давали очень высокие и очень низкие показатели, указывая на очевидность происшедшего расщепления. Таким образом, эти совпадающие данные, полученные различными авторами, с несомненностью свидетельствуют о том, что повышенная возбудимость, активность собак является в значительной степени наследственным признаком, причем она, очевидно, не полностью доминирует над меньшей возбудимостью.

Переходим к разбору работ, в которых исследовалось наследование различных способностей к выработке условных рефлексов у собак.

Хемфри и Уорнер производили селекцию по рабочим качествам слу-

¹ "Это животные в высшей степени суетливые, все обнюхивающие, все рассматривающие, быстро реагирующие на малейшие звуки; при знакомстве с людьми, а знакомятся они очень легко, надоедливые своей навязчивостью, которых ни окриками, ни легкими ударами не удастся усмирить".

жебных собак. Они показали, что селекция улучшила рабочие качества собак той популяции, с которой проводилась работа. Однако дрессировка служебных собак, построенная далеко не на одних свойствах коры, не дает возможности судить по суммарному результату улучшения рабочих качеств о том, какие свойства нервной системы подверглись в данном случае отбору.

Даусон и Катц сообщили предварительные данные об изменчивости способности к обучаемости у собак. Целью работы было создать основу для возможности дальнейшего изучения генетики поведения.

Перед подопытными собаками ставилась задача правильного выбора незапертой двери (одной из четырех). В этих опытах некоторые собаки быстро обучались выбору правильной двери. Всего было изучено 44 собаки нескольких пород. Проведенные опыты показали, что наблюдается большая изменчивость по обучаемости как между отдельными собаками, так и между отдельными породами. Скрещивание с собакой, давшей наиболее высокие показатели обучаемости, увеличило средние показатели обучаемости у ее потомков по сравнению с средними показателями для всей популяции, что показывает эффективность селекции по данному свойству.

Широкое изучение наследования типов высшей нервной деятельности было предпринято И.П. Павловым на собаках в Колтушах.

Некоторые результаты этой сложной и требующей длительного времени работы, проводившейся рядом сотрудников, были обработаны Крушинским.

Эти данные касаются наследования различной силы типа нервной системы и связи ее наследования с пассивно-оборонительной реакцией. Последний вопрос был важен потому, что возникновение этой реакции связывается нередко в павловской школе со слабым типом нервной деятельности.

Получившиеся данные по наследованию типов нервной системы показали следующее: от скрещивания собак сильного типа между собой (шесть пометов) было получено 20 потомков, из которых 16 оказались сильного типа и четыре слабого; от скрещивания собак сильного типа со слабыми собаками (три помета) было получено 12 потомков, из которых семь оказались сильного типа и пять слабого; от скрещивания между собой собак слабого типа (один помет) было получено шесть потомков слабого типа.

Коэффициент корреляции, вычисленный между братьями и сестрами в отдельных пометах, оказался равным $+0,34 \pm 0,1$. Эти данные показали, что различная сила типа нервной деятельности у собак является наследственным свойством.

На основании полученных данных даже может создаться впечатление о монофакторальном наследовании сильного типа, однако мы считаем, что такой вывод едва ли может быть сделан. Различие между сильным и слабым типами является чисто количественным, причем нередко трудно провести демаркационную линию между тем и

другим типом. Поэтому вероятнее всего допустить в данном случае более сложную, чем монофакториальная, картину наследования. Однако на основании приведенных данных создается впечатление о возможности доминирования более сильного типа над более слабым.

Анализ родословных и вычисление коэффициента корреляции, равного $+0,34 \pm 0,22$ между слабым типом и пассивно-оборонительной реакцией, показали, что эти два свойства наследуются в значительной степени независимо, однако у собак слабого типа имеются, вероятно, несколько большие возможности к возникновению данной реакции, чем у собак сильного типа.

Подводя итог работам, в которых изучалось наследование свойств поведения на собаках, мышах и крысах, можно сказать, что эти исследования показали большую роль наследственных факторов в формировании различных свойств поведения животных. Особенно большой интерес представляют работы, показавшие, что свойства коры головного мозга обуславливаются генотипом животного. Эти данные чрезвычайно важны для учения о типах высшей нервной деятельности, одной из молодых и относительно мало разработанных глав физиологии нервной системы.

Остается рассмотреть работы по изучению наследования свойств поведения, проведенные на других животных, в частности на птицах и насекомых.

Филипс (Phillips, 1912), скрещивая различные породы уток, пришел к выводу, что пугливость у них обуславливается генотипически, однако значительное влияние оказывают также условия содержания.

Леопольд (Leopold, 1944) поставил задачу изучить наследственное различие между дикими и домашними индейками. Исследовались дикие индейки, домашние и гибридные популяции. Последние представляют собой свободно живущую гибридную популяцию в штате Миссури, полученную в результате скрещиваний диких индюков с домашними индейками.

Первым различием в поведении диких и гибридных индеек является различная численность образующихся стай. Дикие индейки образуют более мелкие стаи, чем гибриды.

Так, 47 диких птиц разбились на стаи численностью 10, 9, 8, 6, 6, 5 и 3 птицы; 51 гибрид разбился в стаи с численностью в 33, 11 и 7 особей. У диких индеек наблюдается ясное разделение на стаи по полу. Индюки отделяются от самок и молодых; нередко старые индюки остаются совершенно изолированными. В гибридной популяции такого разделения не наблюдается. Потому автор считает, что различие в размерах стай у диких и гибридных индеек обуславливается наследственной тенденцией самцов дикой популяции к разъединению, что и приводит к уменьшению размера стай.

Характерной особенностью диких индеек является способность к обнаружению опасности (wariness). Обнаружив на большом расстоянии опасность, особи дикой популяции сейчас же улетаются; особи гибридной популяции близко подпускают к себе пришельца; если их испугнуть, улетаются на две сотни ярдов, продолжая там спокойно пастись.

Поведение диких и гибридных индеек резко различно. Дикie птенцы имеют резко выраженную тенденцию к "затаиванию"; у гибридов и домашних индеек эта реакция ослабленная, они имеют тенденцию убежать или улетать при приближении к ним на близкое расстояние.

Авторы определяют "дикость" как наследственное свойство, позволяющее индейкам, как индивидуумам, так и целой популяции, адаптированно жить в естественных условиях. Гибридная популяция под влиянием скрещиваний и естественного отбора делается все более и более дикой. В 1920 г. в одном пункте штата Миссури была выпущена домашняя и гибридная популяции индеек. В настоящее время эта популяция под влиянием отбора и скрещиваний с дикой формой резко изменилась. В морфологическом отношении эта популяция несет в себе ряд признаков домашних индеек, однако ее поведение совершенно тождественно с поведением дикой формы. Это наблюдение показало, таким образом, не только наследственную обусловленность изученных свойств поведения, но, очевидно, и огромное их значение для адаптации свободно живущих форм.

Токование диких индюков начинается в апреле и продолжается 1,5 мес. Домашние индюки начинают токовать на 2 мес раньше и кончают позднее, чем дикие. Гибридные индюки начинают токовать в середине марта и токут несколько дольше, чем дикие индюки. Автор объясняет это различие в сроках токования различным, наследственно обусловленным ответом половой системы индюков на сходные внешние воздействия (свет и т.п.).

Эта работа, проведенная не совсем обычным для генетиков методом — изучения дикоживущих популяций, дала тем не менее интересные данные, показав наследственную обусловленность и адаптационное значение признаков поведения у птиц.

Интересны также различия веса желез внутренней секреции у диких, домашних и гибридных индеек, обнаруженные Леопольдом.

Отношение веса надпочечников к весу тела в два раза выше у диких индеек, чем у домашних; у гибридов данный индекс занимает промежуточное положение. Относительный вес гипофиза у диких индеек также выше, чем у домашних. Различий в весе щитовидных желез не обнаружено.

Автор непосредственно не связывает обнаруженных различий в железах внутренней секреции с поведением. Однако при сопоставлении этих данных с различиями, обнаруженными у диких, лабораторных крыс и их гибридов, невольно напрашивается аналогия. Как у диких индеек, так и у диких крыс надпочечники наиболее крупных размеров; наименьших размеров они у малопугливых домашних индеек и лабораторных крыс.

У гибридов, диких и домашних индеек и диких и лабораторных крыс надпочечники имеют промежуточные размеры между их размерами у родительских форм; по пугливости гибриды оказываются также проме-

жуточными между родительскими формами. У крыс, как показал Крушинский, надпочечники, очевидно, имеют непосредственное отношение к формированию оборонительного поведения. Весьма вероятно поэтому, что у индеек существует подобная же зависимость между функциональным состоянием надпочечника и пугливостью.

На вероятность связи эндокринной системы с пугливостью индеек указывают также данные Герстелля и Лонга (Gerstell, Long, 1939), показавших, что у цыплят более дикой по своему поведению линии индеек наблюдается более высокая температура тела, более высокий темп дыхания, более высокая двигательная активность и более высокий метаболизм.

Эти различия легче всего свести к различной активности желез внутренней секреции, и весьма вероятно, что последние обуславливают и различия в дикости, пугливости этих птиц.

Интересная работа по выяснению роли наследственных и индивидуально приобретенных свойств выполняется на различных видах певчих птиц Промптовым (1940, 1945) в Колтушах. Им установлено переплетение врожденного и индивидуально приобретенного поведения в формировании различных повадок изучаемых птиц, открывающее интереснейшие перспективы в изучении эколого-генетических закономерностей поведения.

В Колтушах Мазинг (1943) проводит работу по изучению наследования фотореакции на классическом объекте генетиков — дрозофиле.

Исследование показало, что нормальные мухи обладают положительной фотореакцией. У линии белоглазых мух фотореакция понижена; данная особенность поведения является рецессивной по отношению к реакции красноглазых мух. Особенность поведения белоглазых мух не связана с отсутствием пигмента в глазу и не является результатом плеiotропного действия гена *white*, а связана с аутосомной наследственностью. Мухи с редуцированными глазами обладают положительной, хотя и несколько замедленной, реакцией.

Положительная фотореакция отсутствовала у мух с редуцированными крыльями (*vestigial*, *dumpy*). Это свойство является рецессивным по отношению к положительной реакции нормальных мух. Отсутствие фотореакции у мух с редуцированными крыльями не является результатом плеiotропного действия гена *vestigial* и не связано с половой хромосомой. Отбором удалось выделить из линии *Florida* штамм с резко и слабо выраженной фотореакцией. Приведенное исследование имеет большой интерес не только в качестве работы, изучающей генетику поведения, но оно может дать много нового для изучения физиологической природы тропизмов.

В заключение остановлюсь на работе Коль и Ибсена (Cole, Ibsen, 1920), в которой изучалось наследование спазматического невроза у морских свинок, приводящего заболевшее животное к беспомощному состоянию. Заболевание протекало быстро и неминуемо приводило к летальному исходу.

Генетический анализ показал, что данное заболевание наследуется как рецессивный признак. Скрещивание гетерозиготных особей давало в потомстве расщепление на три нормальных особи и одно больное животное. При скрещивании заведомо гетерозигота с нормальным животным родилось 50% нормальных и 50% гетерозиготных особей.

Подводя итог всем разобранным работам, можно сказать следующее.

1. Исследование, проведенное на представителях различных классов животных от насекомых до млекопитающих показало наследственную обусловленность таких сложных функций организма, как свойство поведения, причем картина этого наследования подчиняется законам Менделя, хотя едва ли может быть в большинстве случаев сведена к монофакториальной картине наследования.

2. Разобранные работы показали, что совершенно различные свойства поведения, начиная от довольно специфических реакций, как, например, фотореакция дрозофил или оборонительные реакции крыс и мышей, и кончая такими общими свойствами, как степень общей возбудимости нервной системы или типологические особенности поведения, обусловлены в определенной степени генотипически.

3. Изучение генетики поведения может дать много нового в вопросе о происхождении инстинктов и для выяснения взаимодействия внешних и внутренних факторов в формировании поведения.

4. Генетический анализ позволяет проникнуть в сущность тех или других особенностей поведения, так как при помощи этого метода можно наиболее четко отдифференцировать отдельные прирожденные свойства поведения друг от друга и рассмотреть их взаимоотношения в различных соотношениях.

5. Изучение наследственности и особенно наследственного осуществления свойств поведения является тем мостом между генетикой и физиологией, на котором должен произойти плодотворнейший синтез добытых этими науками закономерностей.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПАССИВНО- ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ (ТРУСОСТИ)¹ В СВЯЗИ С ТИПАМИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ У СОБАК*

По мысли И.П. Павлова, на Биологической станции в Колтушах в конце 1934 г. начата работа по изучению генетики высшей нервной деятельности собак. И.П. Павлову не удалось довести эти исследования до конца. После его смерти эта работа продолжается под руководством академика Л.А. Орбели.

Над изучением генетики высшей нервной деятельности работает в настоящее время в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова ряд сотрудников. Однако длительность определения типа нервной системы собаки (около 2 лет), с одной стороны, и относительная медленность размножения собак – с другой, а также исключительная сложность изучаемых признаков весьма замедляют проведение анализа. Несмотря на это, в настоящее время уже можно предварительно говорить о некоторых результатах исследования.

Задача настоящей работы – установить, возникает и наследуется ли пассивно-оборонительная реакция собак в какой-нибудь зависимости от типа нервной системы или вне всякой зависимости от него. Постановка такого вопроса важна потому, что изучение пассивно-оборонительной реакции тесно переплелось с изучением типов нервной системы.

Пассивно-оборонительная реакция впервые была описана в 1925 г. Ю.П. Фроловым (им же введен и этот термин для обозначения данной реакции поведения). И.П. Павлов упоминал уже об этой реакции поведения, называя ее "прирожденный рефлекс рабской покорности". Он рассматривал этот рефлекс как целесообразное проявление организма: "Нарочитая пассивность позы слабейшего, естественно, ведет к падению агрессивной реакции сильнейшего, тогда как хотя бы и бессильное сопротивление слабейшего усиливает раздражительное возбуждение сильнейшего"¹. (Павлов, 1938. С. 348).

Описываемая Фроловым собака по кличке Меля обладала значительно выраженной пассивно-оборонительной реакцией: "Не только привязь, но даже вся обстановка комнаты и лаборатории являются для нее как бы гипнотизирующими моментами. Они погружают ее в то состояние, в котором приказы и внушения выполняются беспрекословно" (Фролов, 1925. С. 335). Фролов сближает эту особенность с врожденными рефлексами (инстинктами).

Происшедшее в 1924 г. наводнение в Ленинграде дало материал для изучения влияния на пассивно-оборонительную реакцию такого сильного раздражителя, как это стихийное бедствие. Сперанским (1927) была

¹Слово "трусость" нами используется в качестве технического термина. Трусостью мы обозначаем пассивно-оборонительную реакцию.

*Тр. Ин-та эволюц. физиологии и патологии высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1947. Т. 1. С. 39–62.

описана собака с пассивно-оборонительной реакцией, резко изменившая свою условно-рефлекторную деятельность после действия на нее этого необычайного раздражителя. В результате возникшего невротического состояния произошло торможение всей условно-рефлекторной деятельности собаки. Величина условных рефлексов упала до нуля. Потребовалось много дней для того, чтобы восстановилось нормальное поведение собаки.

Рикман (1928) наблюдал торможение условных рефлексов при применении сильных раздражителей у собак с пассивно-оборонительной реакцией.

На основании этих фактов Павлов пришел к выводу, что в основе нормальной боязливости, трусости, а особенно болезненных фобий, лежит простое преобладание физиологического процесса торможения как выражение слабости корковых клеток.

Описывая основные типы нервной системы собак, Павлов помещал на крайние полюса, с одной стороны, возбудимых собак, а с другой – тормозных (трусливых). "Возбудимый тип в его высшем проявлении – это большей частью животное агрессивного характера, например, если хозяин, которого они хорошо знают и которому они вполне покоряются, с ними поступит резко, ударит, они могут его укусить, не удержаться. Крайний тормозимый тип выражается в том, что стоит на собаку прикрикнуть, замахнуться, чтобы она поджала хвост, присела, даже помочилась. Это то, что называется трусливое животное" (Павлов, 1938. С. 466–467). Из этой цитаты ясно видно, что в тот период (1927 г.) Павлов противопоставлял возбудимых животных трусливым, считая последних "специалистами торможения". Таким образом, согласно взгляду Павлова и его школы того времени, эти крайние типы являлись диаметрально противоположными, взаимно исключаящими, и трусливые собаки считались и описывались как "слабый тормозной тип нервной системы".

Однако в дальнейшем Иванов-Смоленский (1932) провел специальное исследование на трусливой собаке и показал, что, несмотря на то что она обладала резко выраженной пассивно-оборонительной реакцией, тем не менее не могла быть отнесена к слабому типу нервной системы. Эта работа впервые показала, что трусливые собаки не обязательно должны быть слабыми.

Майоровым (1933) была проведена специальная работа с воспитанием щенят в условиях изоляции. В то время как контрольные собаки тех же пометов, воспитывавшиеся на свободе, не проявляли пассивно-оборонительной реакции, собаки, воспитывавшиеся в условиях изоляции, проявляли ее в резко выраженной степени (как по отношению к людям, так и ко всякой новой обстановке) и, по мнению автора, несмотря на свой более чем двухлетний возраст, сохранили щенячий тип поведения, не вступив ни разу в борьбу за существование с внешними агентами всякого рода.

Майоров не считает своих собак принадлежащими к слабому типу нервной системы. Одним из фактов, подтверждающих это, является

постепенное ослабление пассивно-оборонительной реакции у "заключенных" собак.

Эти опыты указывают на то, что пассивно-оборонительная реакция, очевидно, не обязательно должна быть связана со слабым типом нервной системы.

Розенталь (1930), поставив специальные опыты на собаке с пассивно-оборонительной реакцией, относившейся в течение ряда лет к слабому типу, показал, что эта собака принадлежит не к слабому типу нервной системы, а, наоборот, должна быть отнесена к сильному типу. Розенталь предположил, что у его собаки оказался неизжитым "детский рефлекс боязни". Однако, не считая, что пассивно-оборонительный рефлекс обязательно должен быть связан со слабым типом нервной системы, Розенталь полагает, что щенята сильного типа могут с возрастом изжить "детский" рефлекс осторожности, в то время как у щенят слабого типа полная задержка такого рефлекса невозможна, как невозможна она у собак сильного типа нервной системы, но при особенно неблагоприятных условиях воспитания.

На основании всех этих фактов И.П. Павлов в последние годы своей жизни отошел от первоначального отождествления трусости и слабости нервной системы: "Все казавшиеся нам трусливыми, т.е. медленно привыкавшие к нашей экспериментальной обстановке собаки, которые также с трудом вырабатывали условные рефлексy (а вся их условнорефлекторная деятельность легко может быть нарушенной от малозначительных новых внешних влияний), огульно относились нами к слабому типу нервной системы. Это повело даже к грубой ошибке, когда я одно время считал таких собак специалистами торможения, т.е. сильными по торможению" (Павлов, 1938. С. 655).

Таким образом, Павлов отказался в последние годы своей жизни от отождествления пассивно-оборонительной реакции со слабым типом нервной системы, считая трусость реакцией, которая постоянно маскирует истинную силу нервной системы.

Генетическая литература по изучению признаков поведения у собак немногочисленна. Однако есть материал, который указывает, что ряд признаков поведения, и в том числе оборонительные реакции, наследуются. Эти данные охватывают главным образом признаки поведения, связанные, очевидно, с подкорковыми отделами нервной системы. Что касается наших знаний по наследованию реакций поведения, связанных со свойствами головного мозга, то в этом отношении литературные данные особенно незначительны. Однако имеется материал, указывающий на роль наследственных факторов в способности к выработке условных рефлексов у собак и мышей.

Остановимся прежде всего на литературе по оборонительным реакциям поведения. Начнем с данных, полученных на собаках. Хамфри и Вернер (Humphrey, 1934) изучали наследственные признаки поведения, и в частности оборонительных реакций, у собак. На основании собственных данных они приходят к выводу, что боязнь сильных тактильных раздра-

жителей и сильных резких звуков является самостоятельным рецессивным наследственным признаком. В своем проявлении и выражении они находятся в зависимости от предшествующей жизни собаки.

Крушинский (1938) изучал наследование оборонительного поведения у собак. Согласно его данным, наследственность играет существенную роль в возникновении пассивно-оборонительной реакции у собак. Данные автора свидетельствуют также о возможности наследования пассивно-оборонительной реакции в качестве доминантного признака. Однако автор указывает, что различные условия содержания и воспитания собак, играющие столь большую роль в возникновении данной реакции поведения, заставляют делать подобные выводы с большой осторожностью. В обсуждении полученных результатов указывается как на одну из возможностей наследование не собственно пассивно-оборонительной реакции, а ее слабого типа, и лишь на его фоне развивается пассивно-оборонительное поведение.

В этой работе приведен материал по наследованию активно-оборонительной реакции (злобности), который свидетельствует о вероятности наследования злобности в качестве доминантного признака.

Проявление и выражение активно- и пассивно-оборонительной реакции находятся, по данным Крушинского, в большой зависимости от степени общей возбудимости собаки: чем выше возбудимость, тем сильнее выражение оборонительного поведения. Комбинация повышенной возбудимости с оборонительными реакциями приводит к значительному усилению выражения последних. Этим дается объяснение гетерозиса в выражении пассивно-оборонительной реакции, который наблюдался при гибридизации гиляцких лаек с немецкими овчарками и собак с волками.

Данные гибридологического анализа подтверждаются в этих исследованиях опытами с искусственным повышением возбудимости у трусливых и злобных собак. В результате инъекции кокаина или скармливания гормона щитовидной железы происходит усиление выражения имеющейся у собаки оборонительной реакции, и наоборот, понижение возбудимости, происходящее в результате экстирпации щитовидной железы, приводит к ослаблению этой реакции. Таким образом Крушинский, указывая на значительную роль наследственности в возникновении оборонительных реакций, считает, что они в своем проявлении и выражении зависят от весьма различных условий.

Интересны данные по гибридам волков и собак. Относительно этих гибридов у практиков-собаководов имеется совершенно определенное мнение о постоянном проявлении у них резко выраженной трусости, более резкой, чем у волков. Шмидт (Schmidt, 1940) описал поведение гибридов волков с собаками. Он указал на проявление пугливости, боязни новых предметов у гибридов первого поколения, происходящих от скрещивания волка с собакой. Во втором поколении произошло ясное расщепление по признакам поведения. Хамфри и Вернер (Humphry, 1934) указывают на попытку дрессировать гибридов волков с собаками. Дрессировка продвигалась успешно до тех пор, пока гибриды находились на

привязи, но как только они оказывались спущенными с привязи, невозможно было заставить их повиноваться.

Адамец указывает, что склонность к одичанию, которую можно поставить в известную связь с пассивно-оборонительной реакцией, наиболее характерна, по наблюдениям овцеводов Патагонии, для гибридов овчарок.

Эти литературные данные свидетельствуют о том, что наследственность играет значительную роль в возникновении оборонительных реакций у собак. Работы, проведенные с наследованием оборонительных реакций на других животных, находятся в полном согласии с этими данными.

В основном эти работы проведены на крысах и мышах.

Иеркес, работая на крысах, показал, что такие свойства, как злобность, дикость и трусость, являются наследственными признаками.

Кабурн на основании большого материала (1300 мышей) пришел к выводу о наследовании "дикости". Он считает, что этот признак определяется не одним, а несколькими наследственными факторами.

Садовникова-Кольцова (1925, 1928), работая с крысами, показала различное поведение в лабиринте животных, происходящих от "диких" и различных линий "ручных" крыс.

Даусон (Dawson, 1932) изучал наследование "дикости" у мышей. На большом материале (3376 животных), применяя точную методику учета интенсивности реакции, автор показал, что "дикость" наследуется как доминантный фактор, на выражение которого влияет несколько модификаторов.

На других животных наследование этих реакций планомерно не исследовалось. Можно указать лишь на данные Хофманна о том, что горячий злобный темперамент наследуется у лошадей как доминантный признак.

Филлипс (Phillips, 1912), скрещивая различные породы уток, пришел к выводу, что пугливость у них обуславливается генетически, однако значительное влияние оказывают также условия содержания.

Таким образом, все эти данные указывают на то, что наследственность играет существенную роль в возникновении оборонительных реакций у различных животных. Генетические факторы, очевидно, играют значительную роль в возникновении и других признаков поведения у собак. Наиболее детально исследована роль наследственности в возникновении отдельных реакций поведения у охотничьих собак. Хорошо известно огромное значение дрессировки (натаскивания, нагонки) для успешной работы охотничьих собак. Однако значительная роль принадлежит в этом также и наследственности.

Уитней (Whitney, 1932) исследовал наследование гона (trial barking) собак. В результате скрещивания собак, гоняющих зверя по следу с лаем и без лая, в первом поколении рождалось всегда лающее на следы зверя потомство. Однако интонация лая, характерная для гончих, не наследовалась. Во втором поколении рождались как лающие, так и не лающие на следу зверя собаки.

Склонность легавых собак делать стойку, т.е. останавливаться перед дичью, привлекала внимание еще Дарвина. Говоря о возникновении этой особенности поведения, он указывал, что раз появились собаки, останавливающиеся перед дичью, что, возможно, явилось остановкой перед броском на добычу, то систематический отбор, который продолжается и теперь, усилил развитие этого признака. В последнее время Мархлевский (Marchlewsky, 1930) пришел к выводу, что резко выраженная способность к стойке, характерная для английского пойнтера, имеет неполное доминирование над менее выраженной тенденцией к ней, характерной для немецкой легавой.

Автор указывает, что способность к так называемому "секундированию" (backing — у англичан), которая проявляется в том, что собака делает стойку не только по запаху дичи, но и при виде другой собаки, стоящей на стойке, зависит от особого наследственного фактора, имеющего различное выражение в разных линиях охотничьих собак¹.

Манера разыскивать птицу нижним чутьем, т.е. по следам, и поэтому с головой, опущенной вниз (часто встречающаяся у немецких легавых), является рецессивной по отношению к классическому свойству пойнтеров высоко держать голову во время поиска и использовать воздушные течения для улавливания запахов, исходящих от самой птицы, а не ее следа (Marchlewsky, 1930; Whitney 1932).

По Мархлевскому, манера молодых собак преследовать добычу с подлаиванием наподобие гончих (свойство, которое проявляется у немецких легавых) является рецессивной по отношению к "молчаливому" способу охоты, которое характерно для пойнтеров.

Согласно данным Уитней, большая склонность некоторых охотничьих собак залезать в воду наследуется как доминантный признак, склонность к охоте за птицами наследуется как не полностью доминантное свойство.

Говоря о генетическом анализе охотничьего поведения у собак, надо иметь в виду, что приведенные нами данные еще далеко не позволяют установить истинную картину наследования этих свойств. Говоря о рецессивном или доминантном наследовании того или другого признака поведения, авторы констатировали в основном только степень сходства гибридов с одним из родителей.

Все перечисленные выше наследственные признаки поведения связаны, по-видимому, в основном со свойствами подкорковых отделов нервной системы. Что касается данных генетического анализа признаков,

¹Возможно, эта склонность обусловлена свойством быстрой выработки условных рефлексов, так как можно думать, что секундирование является условным рефлексом, причем условным раздражителем является вид собаки, стоящей на стойке, а раздражителем, вызывающим безусловный рефлекс, — запах птицы. Очевидно, сочетание этих раздражителей привело к тому, что собака начала делать стойку не только на запах птицы, но и при виде собаки, стоящей на стойке. Можно предположить также, что эта склонность связана с имитацией, так как в последние годы появились данные, ясно указывающие на роль подражания в поведении животных (Штодин, 1941).

связанных со свойствами коры головного мозга, то в литературе таких данных очень немного.

Так, Хамфри и Варнер (Humphrey, 1934), производя селекцию по рабочим качествам служебных собак, показали, что селекция улучшила рабочие качества собак той популяции, с которой проводилась работа. Однако дрессировка служебных собак, построенная далеко не на одних свойствах коры, не дает возможности судить по суммарному результату улучшения рабочих качеств, какие свойства нервной системы подвергались в данном случае отбору.

Даусон и Кац сообщили предварительные данные по изменчивости способностей к обучаемости у собак. Цель работы – создать основу для возможности дальнейшего изучения генетики поведения.

Перед подопытными собаками ставилась задача правильного выбора незапертой двери (одной из четырех). В этих опытах некоторые собаки развивали хорошую систему выбора правильной двери. Всего было изучено 44 собаки нескольких пород. Проведенные опыты показали, что наблюдается большая изменчивость по обучаемости как между отдельными собаками, так и между отдельными породами. Скрещивание с собакой, давшей наиболее высокие показатели обучаемости, увеличило и средние показатели обучаемости ее потомков по сравнению со средними показателями для всей популяции, показав тем самым эффективность селекции по данному свойству.

Наиболее детальной работой по изучению роли наследственности в обучаемости, т.е. способности к выработке условных рефлексов, является работа Викари (Vicari, 1929), проведенная на мышах.

Была изучена обучаемость японских танцующих мышей (*Mus wagneri asiatica*) и трех линий обычных мышей (*Mus musculus*): альбиносов, ослабленных коричневых (*dilute brown*) и ненормальноглазых (*abnormal (x-ray)-eyed*). Оказалось, что каждая линия мышей имеет характерную для нее кривую обучаемости. Скрещивания, проведенные между представителями этих линий мышей, показали, что кривая быстрой обучаемости линий коричневых мышей доминирует над кривой более медленной обучаемости линии ненормальноглазых мышей и еще более медленной обучаемости альбиносов. Кривая обучаемости последних доминирует, в свою очередь, над кривой обучаемости японских танцующих мышей.

На основании расщепления, полученного во втором поколении, автор указывает как на одну из возможностей, что различие в обучаемости между коричневыми и белыми мышами обусловлено монофакториально. Однако не отрицается возможность и более сложной картины наследования. Различие в обучаемости между линией альбиносов и японскими танцующими мышами, представителями двух разных видов, обуславливается наличием нескольких факторов. Большое количество подопытных животных (900 мышей), детальный анализ и обработка материала с несомненностью указывают на большую роль наследственности в способности к обучаемости мышей.

Таким образом, из приведенных данных видно, что определенные

свойства поведения, связанные с корой головного мозга, могут, очевидно, наследоваться.

Можно указать еще на генетический анализ такого общего свойства нервной системы, которое находит свое внешнее выражение в нервно-мускульной активности, как общая возбудимость животного.

Адамец (Adametz, 1930) указывает, что повышенная возбудимость, нервозность английского пойнтера не полностью доминирует над флегматичным темпераментом немецкой легавой.

Подобные скрещивания практиковались в южных областях Моравии, так как в летнюю жару быстро работающие пойнтеры скоро доходили до изнеможения; получавшиеся же метисы обладали желательным "выравненным темпераментом" и оказывались превосходными рабочими собаками.

Крушинский в цитированной выше работе исходил из характеристики повышенно возбудимых собак, сделанной И.П. Павловым. Было показано, что гибриды в количестве 25 экз., полученные от скрещивания повышенно возбудимых немецких овчарок с мало возбудимыми гиляцкими лайками, оказались в первом поколении "или подобно немецким овчаркам сильно возбудимыми, или средне возбудимыми, но все они были возбудимее своих отцов гиляцких лаек". Эти данные говорили о вероятности наследования повышенной возбудимости или в качестве доминантного или не полностью доминантного признака.

Андерсон (Anderson, 1939), используя методику учета активности, возбудимости собак при помощи шагомера, указывает, что различные породы имеют весьма различную суточную активность. Можно выделить по этому признаку три группы собак: к наиболее возбудимой, активной группе принадлежат немецкие овчарки, арабские борзые и спаниели; к среднеактивной группе принадлежат английские бульдоги, таксы и пекинские собаки; к группе малоактивных собак принадлежат французские гончие. Были получены следующие потомки: французские гончие $\times$ немецкие овчарки F_1 и F_2 ; французские гончие $\times$ арабские борзые F_1 и F_2 ; французские гончие $\times$ английские бульдоги; арабские борзые $\times$ пекинские собаки F_1 и F_2 . По возбудимости, активности гибриды первого поколения оказались промежуточными между крайними родительскими группами. Большинство гибридов второго поколения по своим показателям приближались к гибридам первого поколения, однако отдельные особи давали очень высокие и очень низкие цифры, указывая на очевидность происшедшего расщепления. Таким образом, эти совпадающие данные, полученные различными авторами, с несомненностью говорят о том, что повышенная возбудимость, активность собак является в значительной степени наследственным признаком.

Эти результаты, полученные на собаках, подтверждаются исследованиями Садовниковой-Кольцовой на крысах. Изучая активность крыс в колесах Гринмана, она показала, что при скрещивании диких крыс, дававших очень высокие показатели суточной активности, с лабораторными крысами, дававшими во много раз более низкие показатели, гибриды первого поколения оказались промежуточными по своей активности.

Приведенные нами данные генетического анализа признаков поведения с несомненностью указывают, что ряд свойств поведения животных обусловлен в определенной степени наследственностью. Это относится не только к таким свойствам поведения, как оборонительные реакции или признаки охотничьего поведения собак, но, очевидно, и к определенным свойствам коры головного мозга и более общему свойству нервной системы — степени ее общей возбудимости.

На основании изложенного выше можно сказать следующее: пассивно-оборонительная реакция собак зависит в своем возникновении, очевидно, от двух причин — от условий содержания и от наследственности. Данные некоторых авторов (Иванов-Смоленский, 1932; Розенталь, 1930) указывают на то, что собаки с пассивно-оборонительной реакцией не обязательно должны быть слабыми. Таково же было мнение И.П. Павлова в последние годы его жизни. Генетический анализ оборонительного поведения в его зависимости от типологических особенностей собак, проведенный в настоящей работе, можно надеяться, дополнит высказанные И.П. Павловым мысли по этому вопросу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Материалом для данной работы послужили собаки питомника Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. Подавляющее большинство собак воспитывались в идентичных условиях того же питомника. Почти все собаки были беспородными.

Оборонительные реакции всех подопытных собак были определены одним и тем же человеком (Крушинским).

Типы нервной системы подопытных собак определялись различными работниками (Тимофеевой, Трошихиным, Зевальдом, Колесниковым, Красуским, Плешковым, Болоховским и др.).

Так как пассивно-оборонительная реакция собак имеет весьма различное выражение, начиная от самой незначительной, едва уловимой степени и кончая резко выраженной патологической формой, необходима количественная оценка этой реакции. С этой целью была разработана шкала, отображающая наиболее характерные черты поведения пассивно-оборонительных собак.

Все собаки по этой шкале делятся на 7 основных групп. Начиная от группы собак с полным отсутствием трусости, даются наиболее характерные черты возрастающей степени пассивно-оборонительной реакции. Пассивно-оборонительное поведение каждой собаки может быть отнесено к одной из степеней выражения трусости по этой шкале, что дает возможность ее количественной оценки.

Определение оборонительного поведения всегда производилось в одних и тех же условиях: в вольерах питомника (обычном месте жизни собак), в присутствии хозяина собаки (человека, ухаживающего за ней на питомнике). Раздражителем для выявления пассивно-оборонительной реакции был всегда один и тот же незнакомый для собаки человек (Кру-

шинский), по возможности соблюдавший один и тот же стандарт движений в присутствии испытуемой собаки.

Приведем шкалу, по которой производилась оценка пассивно-оборонительной реакции:

Тр-0¹ (совершенно нетрусливые собаки). При приближении к собаке незнакомого человека не проявляет никаких признаков трусости. При заходе в вольер и при внезапном раздражителе (удар в ладоши около самой собаки) не проявляет никаких признаков испуга.

Тр-1². При приближении к собаке незнакомого человека не проявляет никаких признаков испуга. При приближении незнакомого человека к самой клетке, в которой сидит собака, не проявляет признаков испуга; при внезапном звуковом раздражителе несколько прижимается, приседая к полу; иногда отбегает на 1—2 шага, но затем тотчас же всякие признаки испуга исчезают.

Тр-2. При приближении к собаке незнакомого человека отбегает на несколько шагов. При подзывании незнакомым человеком осторожно подходит к нему, присев на согнутых ногах. При звуковом раздражителе отбегает.

Тр-3. При приближении к собаке незнакомого человека отбегает. При подзывании незнакомым человеком не подходит к нему. При подзывании собаки ее хозяином (ухаживающим за нею человеком), который стоит в 2—3 шагах от незнакомого человека, подходит к хозяину.

Тр-4. При приближении к собаке незнакомого человека убегает; обычно забивается в угол вольеры. При подзывании незнакомым человеком не подходит. При подзывании хозяином не подходит, однако делает попытки подойти к нему (тянется, делает по направлению к нему 1—2 шага).

Тр-5. При приближении к собаке незнакомого человека забивается в угол. В присутствии незнакомого лица на подзывание хозяина не подходит и не делает попыток подойти. После ухода незнакомого человека сразу выходит из угла, в котором пряталась.

Тр-6. В присутствии незнакомого человека сидит, забившись в угол. На подзывание хозяином в присутствии незнакомого человека не подходит и не делает попыток подойти. Обычно наблюдается мочеиспускание, иногда дефекация. После ухода незнакомого человека долгое время не выходит из своего убежища.

Пассивно-оборонительная реакция у собак впервые проявляется нередко только в годовалом возрасте, а иногда и позднее. Поэтому окончательная характеристика пассивно-оборонительного поведения может быть дана не раньше, чем в полуторагодовалом, а еще лучше — двухгодовалом возрасте. У взрослой собаки оборонительное поведение является константным, сохраняя в течение ряда лет при одинаковых условиях содержания сходную форму своего выражения. В табл. 1 даны результаты определения пассивно-оборонительной реакции у собак в течение двух и трех последующих лет; причем для исключения возможности субъективной оценки исследователь не имел перед собой результатов предыдущего обследования собак.

¹Тр — трусость; цифровой показатель характеризует степень выражения этого признака.

²Иногда встречаются собаки, которые проявляют в первый момент приближения к ним незначительные следы испуга (опускают хвост, отходят на 1—2 шага от решетки). Однако при заходе в клетку и при звуковом раздражителе не проявляют испуга. Таких собак мы обозначаем Тр-1/2, считая их разновидностью собак Тр-0.

**Таблица 1. Результаты обследования собак
по признаку пассивно-оборонительной реакции в течение трех лет**

Кличка	Результаты обследования			Кличка	Результаты обследования		
	1939 г.	1940 г.	1941 г.		1939 г.	1940 г.	1941 г.
1	2	3	4	1	2	3	4
Валка	2*	2	2	Черный	0	0	0
Мусти	3	3	4	Букашка	3	3	4
Мирри	3	5	4	Арьян	—	1	0
Матти	3	2	3	Албан	0	—	1/2
Пекка	3	2	4	Адай	0	1	0
Симка	3	3	4	Арфа	1	0	1/2
Орт	0	—	0	Принц	0	0	0
Мелина	3	3	4	Пуф	2	2	3
Мелин	2,3**	3	—	Пена	2	2	4
Гектина	3,2**	2	—	Памир	0	0	—
Гектин	3	3	—	Познай	1	1	1
Яшка	0	0	—	Пижма	1	1	—
Кит	2	3	2	Правда	0	0	0
Курносый	0	0	0	Пентом	2	—	4
Найда	0	0	—	Принцесса	0	0	0
Лопушка	3,3	4	3	Прибой	3	2	3
Лопух	2	2	4	Барсук	—	2	2
Тура	2	5	4	Норка	—	2	2
Тайга	5	—	4	Борец	—	0	0
Бук-Поп	0	—	2	Альба	—	0	0

*Всюду опущено обозначение "Тр", а указана только степень трусости.

**Приведены результаты двух обследований в одном и том же году.

Коэффициент корреляции между последним определением и предыдущим равен для этой таблицы $r = +0,87 \pm 0,04$ и указывает на хорошее совпадение результатов оценок в двух разных годах определения. Из таблицы видно, во-первых, что собаки, имевшие Тр-0 (нетрусливые), в большинстве случаев проявляют в последующие годы сходную картину поведения. Отклонения в показателях, которые у них наблюдаются, не превышают в большинстве случаев оценки Тр-1; во-вторых, собаки, имеющие оценки Тр-2 и выше, не имеют в большинстве случаев оценки ниже этого показателя.

Эти данные показывают, что можно выделить две основные группы собак: с пассивно-оборонительной реакцией и с ее отсутствием. В первую группу входят собаки начиная от Тр-2 и выше, во вторую — собаки группы Тр-0 — Тр-1, так как те следы пассивно-оборонительной реакции, ко-

которые проявляются при внезапном звуковом раздражителе у собак группы Тр-1, не являются настоящей пассивно-оборонительной реакцией.

Как эти данные, так и высокий коэффициент корреляции между отдельными определениями показывают, что оборонительное поведение является признаком, сохраняющим довольно постоянную картину своего выражения в течение ряда лет.

Колебания в результатах отдельных оценок могут зависеть от двух причин: от колебания выражения самого признака (оборонительного поведения) и от методики его учета. Вероятно, эти колебания у обследованных нами собак зависят и от того и от другого. Трудно допустить, чтобы оборонительное поведение совершенно не менялось в течение ряда лет, но в то же время вполне возможно и некоторое расхождение в отдельных оценках при определении трусости даже при одинаковом выражении этого признака.

Типы нервной системы определялись по стандарту, принятому в Институте эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. Павлова¹.

Работа велась в основном по следующим направлениям: 1) определялась сила раздражительного процесса (показатели: быстрота выработки условных рефлексов; изменение условных рефлексов при суточном голодании, влиянии различных доз кофеина и действии сильного раздражителя – трещотки; 2) определялась сила тормозного процесса (показатели: быстрота выработки дифференцировки; изменение условных рефлексов при влиянии различных доз брома, удлинении дифференцировки и сшибке² нервных процессов; 3) определялась подвижность нервных процессов (показатели: условно-рефлекторная работа при изменении стереотипа, быстрота переделки положительного рефлекса в отрицательный и отрицательного в положительный; выработка запаздывающего рефлекса).

На основании работы с собакой дается характеристика ее нервной системы. Выделяются четыре основных типа в том виде, как они даны И.П. Павловым.

Все собаки делятся по силе их нервной системы на особей с сильными и слабыми нервными процессами. У слабых нервная система истощается быстрее и при сильных раздражителях легко впадает в запредельное торможение. В то время как повышение возбудимости коры головного мозга (голодом, определенными дозами кофеина, сильным раздражителем) приводит у сильной собаки к повышению величины условных рефлексов, у слабой собаки происходит их понижение.

Сангвиники отличаются от флегматиков подвижностью нервных процессов (сангвиники – хорошая подвижность, флегматики – плохая подвижность). Холерики характеризуются значительным отставанием процесса торможения от процесса раздражения.

Так как свойства нервной системы собак обнаруживают бесконечные вариации, приходится обозначать отдельных собак с указанием их откло-

¹Стандарт испытания напечатан в тезисах доклада Т.А. Тимофеевой и др., сделанного на IX Совещании по физиологическим проблемам в марте 1941 г.

²Проба на концентрацию тормозного процесса.

нения в ту или другую сторону от чистого типа, например: слабый тип нервной системы, показывающий по некоторым тестам вариацию в сторону сильного типа, обозначается как "слабый тип сильной вариации", и наоборот, сангвиник, проявляющий некоторые черты слабости нервной системы, обозначается как "слабый вариант сангвиника"; если у сангвиника несколько отстает тормозный процесс, такая собака обозначается как сангвиник с "несколько отстающим тормозным процессом"; подобные же варианты могут наблюдаться и по свойству подвижности процессов возбуждения и торможения.

ФАКТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ

Весь фактический материал настоящей работы сведен в родословные отдельных семейств собак. В родословных приведены данные оценки оборонительного поведения¹ каждой собаки и результаты типологического анализа. Оборонительное поведение каждой собаки выражено в родословной различной степенью зачернения. Тип собаки, в виде условного обозначения, ставится снизу в родословной под изображением каждой собаки.

Семейство № 1 (рис. 1). В скрещивании I этого семейства получены потомки от двух сангвиников — Агути и Томбуша. Практически можно считать, что ни у той, ни у другой собаки пассивно-оборонительной реакции нет, хотя у Агути наблюдались самые незначительные следы этой реакции. Все потомки от этого скрещивания оказались сильными; один из них — Арфа (сангвиник ниже среднего) — проявила самую незначительную пассивно-оборонительную реакцию (Тр-1). Обращает на себя внимание то, что у Агути наблюдалось некоторое отставание тормозного процесса и подвижности. У двух ее потомков (Албан, Адай) отстает подвижность и у двух (Арьян, Адай) — тормозный процесс. В скрещивании II этого семейства получены потомки от Томбуша и его дочери Арфы. Один из потомков этого скрещивания (Арт) проявил значительную пассивно-оборонительную реакцию (Тр-4); остальные потомки или не имеют ее совершенно, или имеют в очень незначительной степени. В общем можно сказать, что в двух этих скрещиваниях подавляющее большинство потомков не проявили или проявили пассивно-оборонительную реакцию в очень незначительной степени. Иная картина наблюдается в скрещивании III этого семейства, в котором получены потомки от скрещивания Томбуша с Пеной. Пена проявляет, несмотря на сильный тип нервной деятельности, ясно выраженную пассивно-оборонительную реакцию (Тр-4). У трех из девяти ее потомков проявилась ясно выраженная пассивно-оборонительная реакция (Тр-3 и Тр-4); у остальных ее потомков ее или нет, или она выражена незначительно. Несмотря на проявление трусости, двое из потомков оказались сильными (Прибой, Пуф).

Семейство № 2 (рис. 2). В этом семействе средний сангвиник — Букашка — с значительно выраженной трусостью (Тр-4) скрещивается с очень

¹Оценка оборонительного поведения для каждой собаки по результатам его определения.

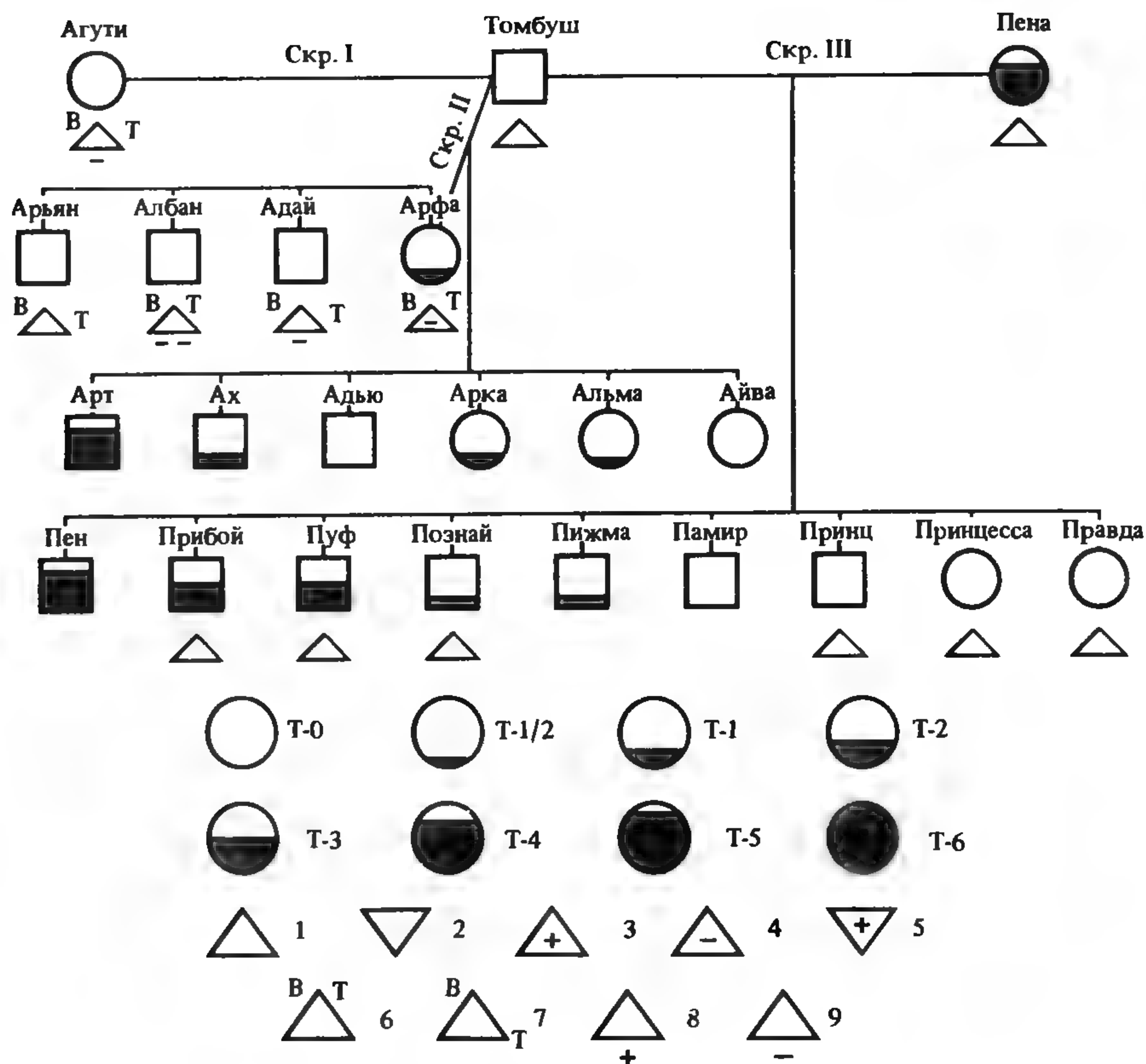


Рис. 1. Семейство № 1

На рис. 1-6: 1 — сильный тип; 2 — слабый тип; 3 — сильный тип, сильная вариация; 4 — сильный тип, слабая вариация; 5 — слабый тип, сильная вариация; 6 — сангвиник; 7 — холерик; 8 — хорошая подвижность нервных процессов; 9 — плохая подвижность нервных процессов

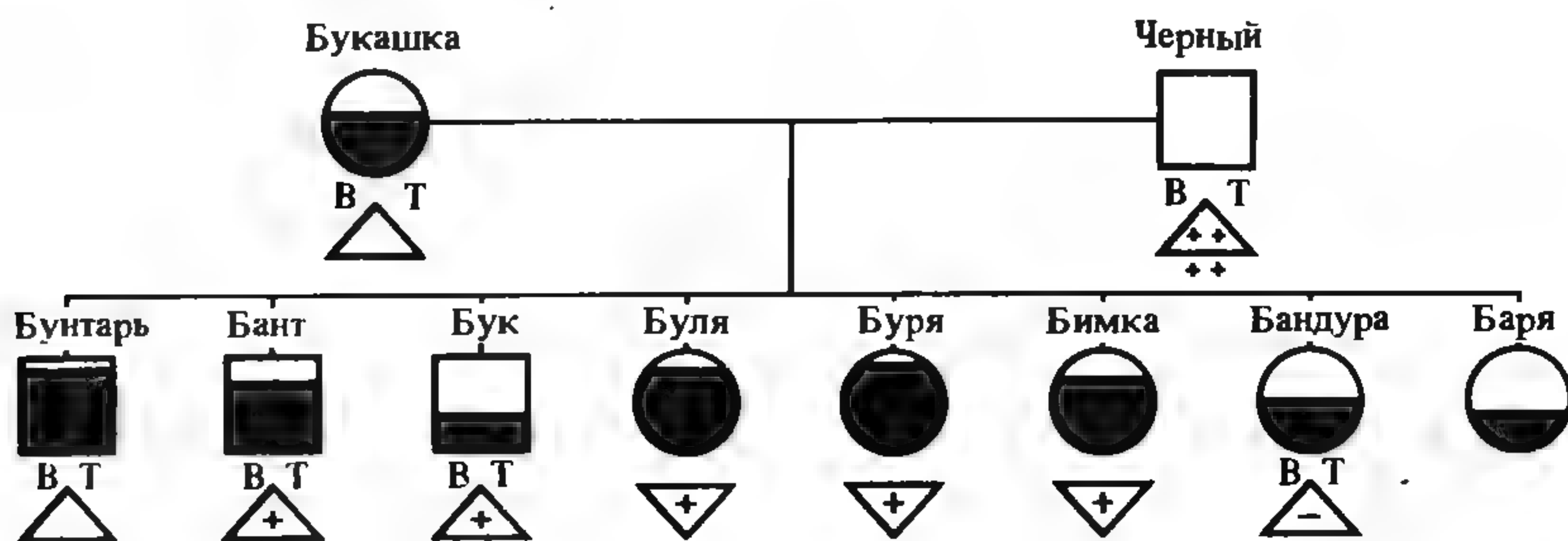


Рис. 2. Семейство № 2

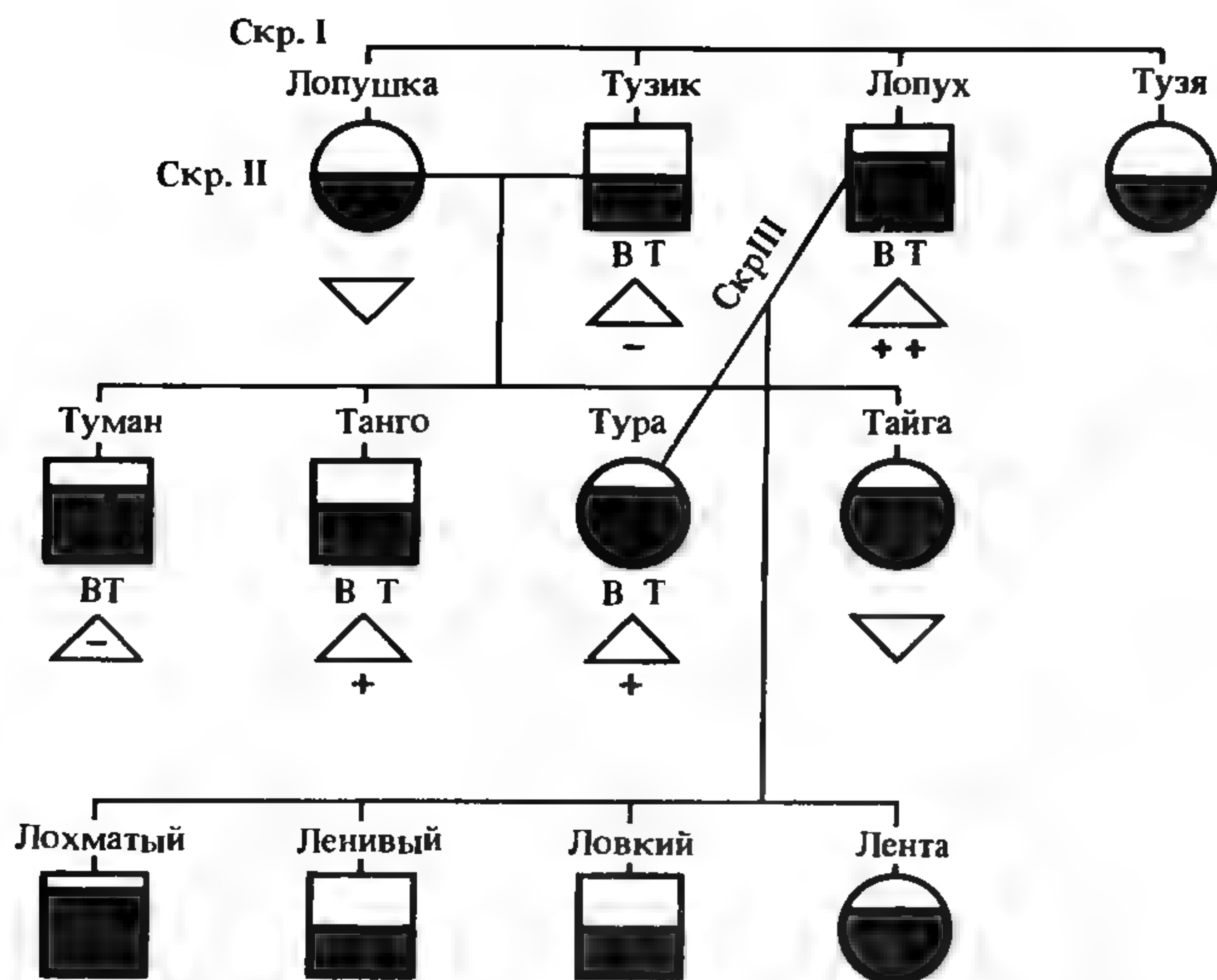


Рис. 3. Семейство № 3

сильным, совершенно нетрусливым сангвиником Черным, обладающим очень хорошей подвижностью. Все потомки от этого скрещивания проявили пассивно-оборонительную реакцию: трое из них оказались сильной вариацией слабого типа, остальные – сангвиниками сильной и слабой вариации (определение не закончено). В данном скрещивании значительная пассивно-оборонительная реакция комбинируется как со слабым (сильной вариации), так и с сильным типом нервной системы. Как в этом, так и в следующем семействе ясно выступает то, что пассивно-оборонительная реакция легко комбинируется с сильным типом нервной системы.

Семейство № 3 (рис. 3). У всех представителей этого семейства в ясной форме выражена пассивно-оборонительная реакция; в то же время большинство из них оказались сильного типа. Две слабые собаки отнюдь не являются более трусливыми, чем сильные представители этого семейства.

Семейство № 4 (рис. 4). В этом семействе (скрещивание I) трусливая слабая сука Дедди при скрещивании с нетрусливым сильным кобелем Гектором¹ дала четырех потомков, у которых в той или другой степени была выражена пассивно-оборонительная реакция (Тр-3, Тр-4 и Тр-5). Две самки, полученные от этого скрещивания, оказались слабого типа; оба самца – сангвиники слабой вариации. Скрещивание II двух из этих потомков (Мелина и Мелин) между собой дало помет, в котором три соба-

¹Оборонительные реакции Дедди и Гектора не были определены, так как собаки давно пали; сведения об их оборонительном поведении получены от сотрудников Института, хорошо помнивших этих собак; кроме того, оборонительное поведение Дедди описано в работе Строгой. При дальнейшей обработке материала по оборонительным реакциям эти собаки в обрабатываемый материал не включались.

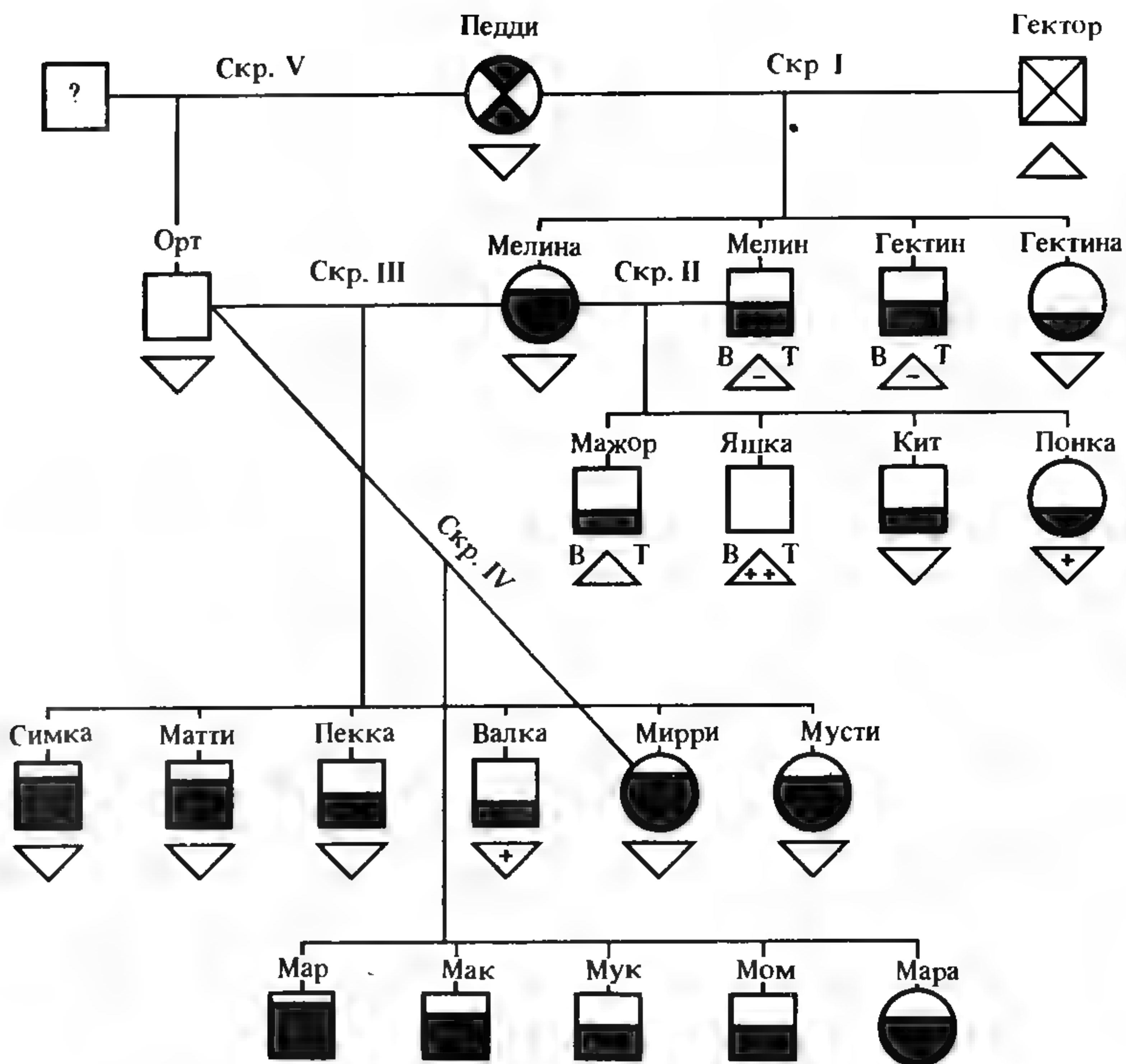


Рис. 4. Семейство № 4

ки оказались с пассивно-оборонительной реакцией, а у одной этой реакции не было. Эта собака оказалась вместе с тем очень сильным сангвиником. Три других потомка, проявивших пассивно-оборонительную реакцию (Тр-2), оказались сангвиником, собакой слабого типа и собакой сильной вариации слабого типа. От случайного скрещивания (V) Дедди с неизвестным самцом родился потомок под кличкой Орт. Несмотря на отсутствие пассивно-оборонительной реакции, Орт оказался слабого типа. При скрещивании (III) со своей сестрой Мелиной, родившейся от той же матери, но другого отца (см. скрещивание I этого семейства), были получены шесть потомков. Все они оказались с пассивно-оборонительной реакцией (один из них Валка – слабый тип сильной вариации). При скрещивании (IV) Орта со своей дочерью Мирри родилось пять потомков с пассивно-оборонительной реакцией (типы нервной системы не определены).

Семейство № 5 (рис. 5). В этом семействе был скрещен¹ (скрещивание I) нетрусливый холерик Курносый, у которого отставала подвижность, с сангвиником Найдой, у которой наблюдалось некоторое отставание тормозного процесса; ни у той, ни у другой собаки не было ни малейших

¹Это скрещивание не вполне достоверно, так как Найда была куплена уже беременной и хозяин утверждал, что она скрещена с Курносым, который был куплен в том же месте.

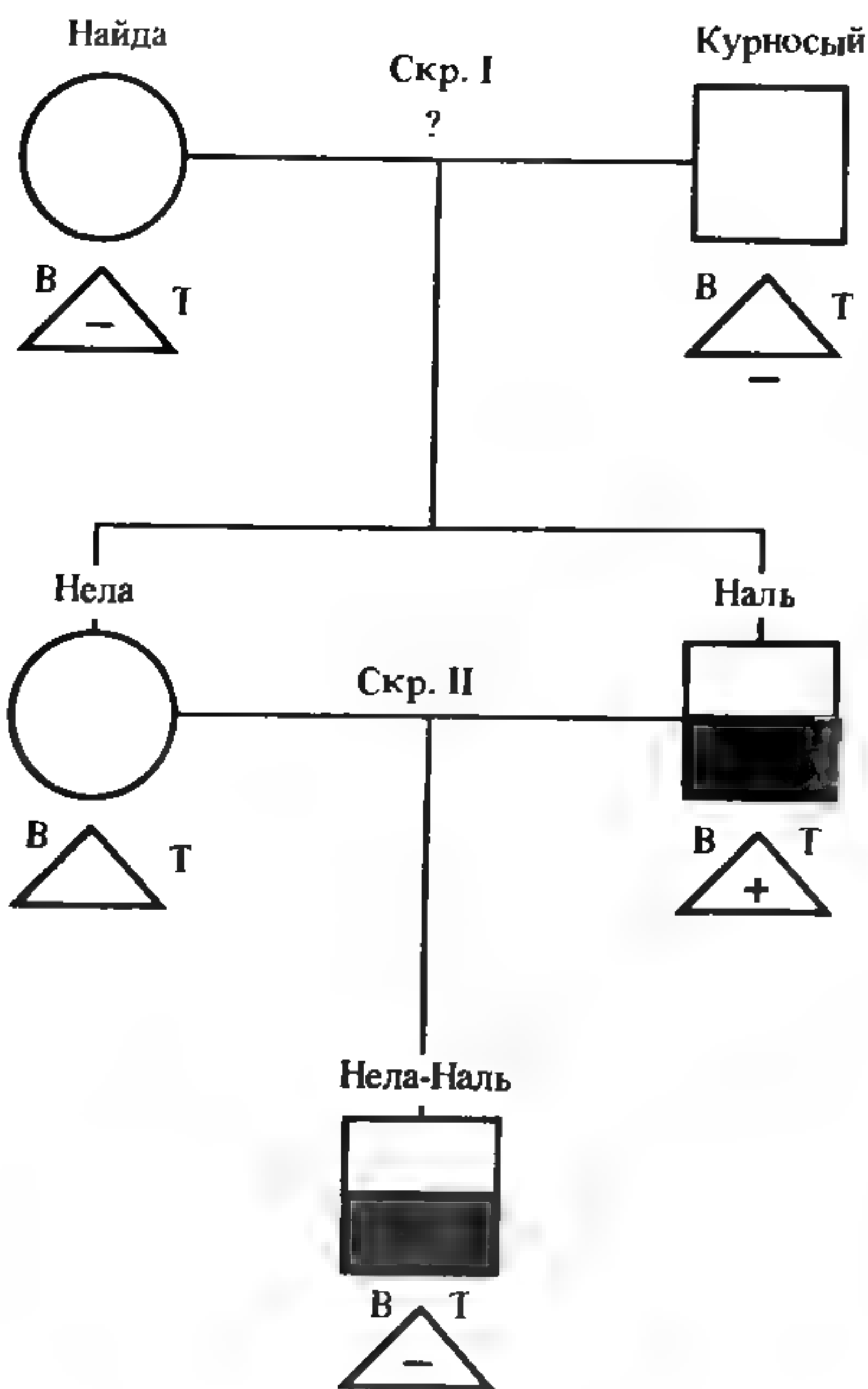
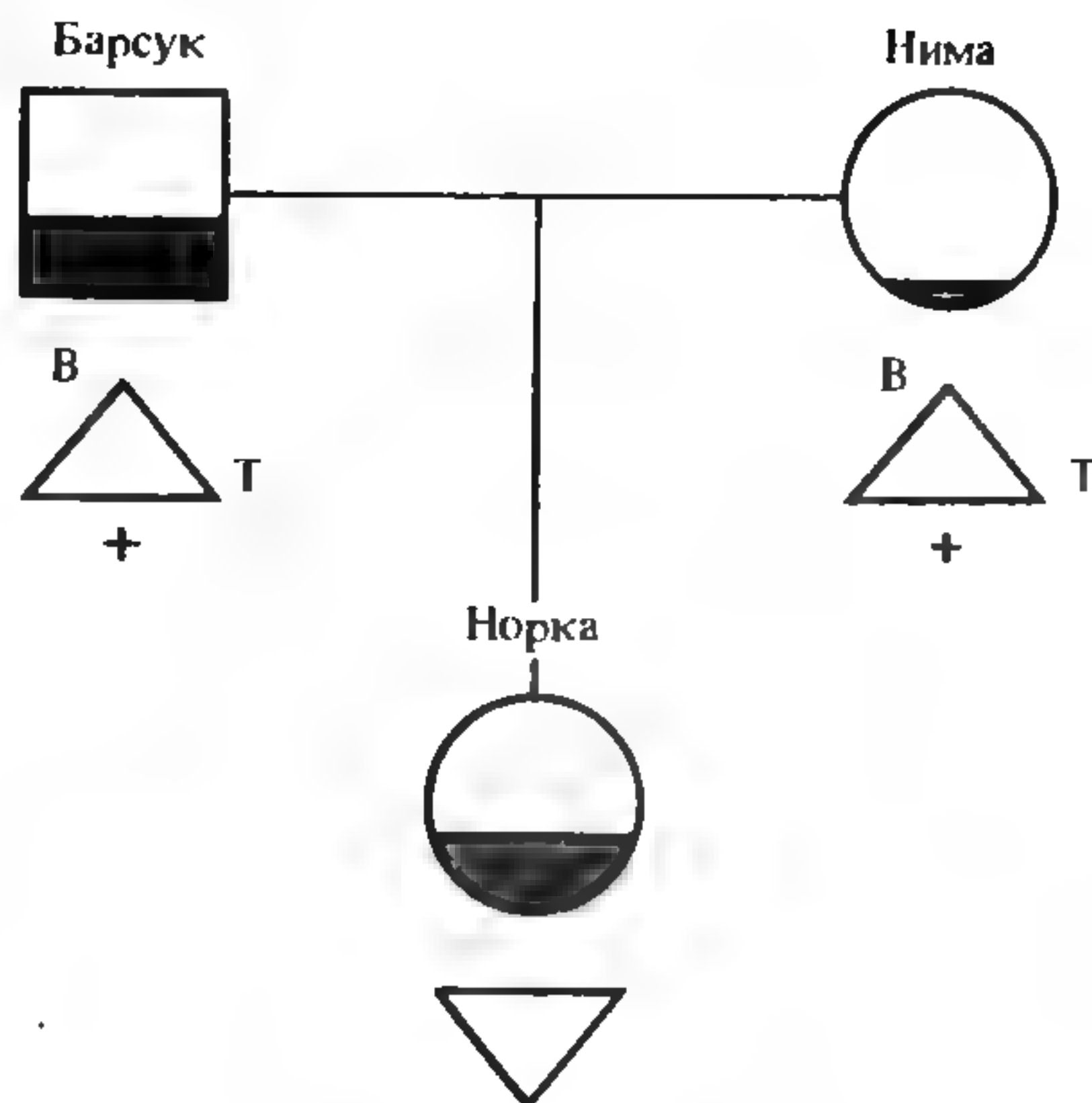


Рис. 5. Семейство № 5

Рис. 6. Семейство № 6



следов пассивно-оборонительной реакции. Оба потомка, родившиеся от Найды, оказались сильными; один из них Наль — сильный сангвиник, другой Нела — сангвиник средней силы с отстающим тормозным процессом. Несмотря на сильный тип нервной системы, Наль проявил ясную пассивно-оборонительную реакцию (Тр-3). От скрещивания (III) между собой Нели и Наля был получен один потомок с пассивно-оборонительной реакцией (Тр-3) Нель-Наль — сангвиник слабой вариации. В этом семействе ясно выступает возникновение пассивно-оборонительной реакции независимо от типа нервной системы.

Семейство № 6 (рис. 6). В этом семействе были скрещены два холерика — Барсук и Нимфа. У обеих собак была хорошая подвижность раздражительного и тормозного процессов. Барсук проявил некоторую пассивно-оборонительную реакцию (Тр-2); у Нимфы были только незначительные следы оборонительного поведения. Единственный потомок, полученный от этого скрещивания (Норка), оказался слабого типа с наличием той же степени выражения трусливости (Тр-2), как у отца.

Обобщая имеющиеся данные, можно сказать следующее.

Фактический материал согласуется с приведенными выше данными о существенной роли генетических факторов в возникновении пассивно-оборонительной реакции у собак.

Разделив условно всех обследованных нами собак на две группы: на собак с пассивно-оборонительной реакцией и без нее (считая собак с наличием пассивно-оборонительной реакции, начиная от Тр-2; собак же с наличием Тр-1 причисляя к группе нетрусливых собак), получаем сводную табл. 2.

Таблица 2. Данные по наследованию пассивно-оборонительной реакции (трусости) у собак

Оборонительное поведение родителей	Число потомков		Число пометов
	Трусливые	Нетрусливые	
Нетрусливые × нетрусливые	2	10	3
Трусливые × нетрусливые	24*	6	6
Трусливые × трусливые	11	1	4

*Помет Дедди и Гектора в этот материал не включен.

Таблица 3. Данные по наследованию сильного и слабого типа собак

Типы родителей	Число потомков		Число пометов
	слабого типа	сильного типа	
Сильные × сильные	4	16	6
Сильные × слабые	5	7	3
Слабые × слабые	6	0	1

Из этой таблицы ясно видна роль наследственности в возникновении пассивно-оборонительной реакции. Наибольший процент трусливых потомков оказывается в том случае, если у обоих родителей есть пассивно-оборонительная реакция, и наоборот, наименьший процент трусливых собак рождается от нетрусливых родителей.

Что наследственность играет значительную роль в возникновении пассивно-оборонительной реакции, видно также из корреляции, существующей между братьями и сестрами в отдельных пометах нашего материала: $r = +0,54 \pm 0,06^1$. Так как все потомки, между которыми была вычислена корреляция, воспитывались в одних и тех же условиях, отнести ее за счет разных условий содержания едва ли возможно; сходство между

¹Так как популяция, в которой вычислялась корреляция, имеет большое количество родственников, ошибка должна быть несколько больше, чем в свободно скрещивающейся популяции. Это относится ко всем случаям вычисления ошибки в данной популяции. Однако это обстоятельство имеет практическое значение для данных, приведенных ниже.

Таблица 4. Степень выражения пассивно-оборонительной реакции (трусости) у собак различных полов

Степень выражения трусости	Всего собак	Самки	Самцы	Степень выражения трусости	Всего собак	Самки	Самцы
0	20	8	12	3	16	3	13
1	4	3	1	4	18	11	7
2	9	4	5	5	5	2	3

братьями и сестрами в отдельных пометах должно было отнесено в основном за счет наследственных факторов.

Перейдем теперь к вопросу о наследовании типологических свойств. Не вдаваясь в подробности обсуждения вопроса о характере и деталях наследования типологических свойств, укажем только, что приведенный материал с совершенной ясностью указывает на то, что типы нервной системы собак (во всяком случае сильный и слабый тип), как это и предполагал И.П. Павлов, наследуются. Это совершенно ясно видно как из приведенных родословных, так и из табл. 3, в которой весь материал разбит на две группы: собак сильного и слабого типа.

Генетическая обусловленность типов видна также из корреляции, существующей между братьями и сестрами в отдельных пометах собак: $r = +0,34 \pm 0,1^1$.

На основании приведенных данных может даже создаться впечатление, что слабый тип наследуется в основном как рецессивный признак, однако недостаточность материала не позволяет сделать подобного вывода. Кроме того, мы полагаем, что монофакториальная схема едва ли может быть приложима к наследованию такого комплексного признака, как тип нервной системы; однако только дальнейшее накопление материала может окончательно уточнить этот вопрос.

Прежде чем переходить к вопросу о зависимости между типом нервной системы и пассивно-оборонительной реакцией, остановимся на половом различии собак исследованного материала.

В табл. 4 приведены данные по выражению пассивно-оборонительной реакции у собак различных полов.

Как видно из этой таблицы и вычисленных средних (для самок $M = 2,39 \pm 0,32$, для самцов $M = 2,17 \pm 0,29$ — степени выражения трусости), статистически достоверной разницы в степени выражения пассивно-обо-

¹Несколько меньший коэффициент корреляции по сравнению с таковым для пассивно-оборонительной реакции еще не означает существенного отличия в степени генетической обусловленности типологических свойств; это может быть вызвано меньшей градуированностью самого признака или несколько иным способом его наследования (более сильной доминантностью).

Таблица 5. Характеристика нервных процессов у собак различного пола

Типы нервной системы	Всего собак	Самки	Самцы
Очень сильный	5	—	5
Сильный	23	7	16
Слабый вариант сильного типа	7	3	4
Сильный вариант слабого типа	6	5	1
Слабый	12	7	5

ронительной реакции между самцами и самками не обнаруживается².

В табл. 5 приведены данные о силе нервной системы собак различного пола.

Для оценки связи между полом и типами нервной системы вычислен критерий соответствия (критерий Пирсона χ^2)¹. Он равен в данном случае $\chi = 10,29$. Вероятность соответствия $P(\chi^2)$, оказавшаяся меньше, чем 0,05, показывает, что разница между самцами по силе их нервной системы является достаточно существенной. Самцы обладают в среднем более сильной нервной системой, чем самки. Это вполне соответствует, как нам кажется, тем данным, которые получены Петровой при кастрации собак. Кастрация самцов, согласно ее опытам, приводит к ослаблению нервной системы собак. Возможно, несколько большая слабость самок по сравнению с самцами обусловлена отсутствием у них мужского полового гормона, который, очевидно, усиливает нервную систему собаки.

Переходим теперь к вопросу о зависимости между типом нервной системы и оборонительным поведением собак.

В большинстве семейств мы имеем ясную независимость возникновения и наследования типов нервной системы от трусости. Так, в семействе № 1 (скрещивание III) все собаки, у которых был определен тип, оказались сильными, но в то же время две из них (так же как и мать, которая была сильного типа, но трусливой) проявили ясную пассивно-оборонительную реакцию. В семействе № 2 весь помет проявляет в той или другой степени пассивно-оборонительную реакцию, однако в нем оказываются собаки как сильного, так и слабого типа. В семействе № 3 на фоне ясно выраженной трусости, проявляющейся у всех собак этого семейства, рождаются собаки как сильного, так и слабого типа. Сходное явление наблюдается и в семействе № 4 (скрещивание III), в котором все трусливые потомки этого скрещивания оказываются как слабого, так и сильного типа.

²После того как была написана эта статья, автором был собран большой материал, главным образом на служебных собаках, показавший, что пассивно-оборонительная реакция резче выражена у самок (Крушинский, 1946).

Таблица 6. Взаимоотношение между пассивно-оборонительной реакцией и типом нервной системы собак

Собака	Слабый тип	Сильный тип
С пассивно-оборонительной реакцией	16	19
Без пассивно-оборонительной реакции	1	15

В семействе № 5 мы имеем, наоборот, рождение как трусливых, так и нетрусливых потомков, несмотря на то что все представители этого семейства сильного типа.

Параллельное возникновение пассивно-оборонительного поведения и слабого типа мы имеем в семействе № 4 (скрещивание IV), в котором все потомки оказались слабыми и трусливыми, несмотря на то что их отец (слабого типа) не обладал пассивно-оборонительной реакцией. Некоторый намек на параллельное наследование слабого типа и пассивно-оборонительной реакции мы имеем и в скрещивании II этого семейства, в котором нетрусливый потомок, происшедший от этого скрещивания, оказался одновременно и наиболее сильным из всего помета.

Коэффициент корреляции между пассивно-оборонительной реакцией и слабым типом собак изученной популяции $r = +0,34 \pm 0,22^1$ указывает на

¹Приближенная ошибка коэффициента корреляции в популяции, представители которой объединены в несколько родственных семей, должна вычисляться иначе, чем для свободно скрещивающейся. Вычисление ошибки произведено по формуле, предложенной М.В. Игнатьевым, за что считаем приятным долгом выразить ему свою благодарность. При пользовании этим методом, ошибка коэффициента корреляции вычисляется по формуле

$$m_r = \frac{1-r^2}{\sqrt{\frac{n}{K}}},$$

причем величина K вычисляется по формуле

$$K = 1 + 1/4 - \left[\frac{n'(n-1) + n''(n''-1) + \dots - 2L}{N} \right],$$

где n' — число особей в первом семействе; n'' — число особей во втором семействе; n''' — число особей в третьем семействе и т.д.; L — число семей; N — сумма всех обрабатываемых особей; $1/4$ — минимальная степень корреляции, ожидаемая внутри отдельных семейств в обрабатываемом нами материале и возникающая в результате общего происхождения потомков внутри отдельных семейств. Необходимость такого вычисления диктуется тем, что в популяции, в которой имеется несколько семей, ошибка должна быть увеличена, так как наследственное сходство между родственниками уменьшает число независимых (случайных) наблюдений. Величина K и является тем коэффициентом, который вносит эту поправку.

то, что статистическая связь между этими признаками не достоверна.

В табл. 6 приведены данные, показывающие частоту сочетания пассивно-оборонительной реакции с сильным и слабым типом.

Как видно из этой таблицы, собаки с пассивно-оборонительной реакцией могут быть столь же часто как слабого, так и сильного типа. Собаки без пассивно-оборонительной реакции в подавляющем большинстве случаев оказались сильного типа.

Наличие пассивно-оборонительной реакции у собак всех изученных типов ясно свидетельствует о том, что связи между пассивно-оборонительной реакцией и слабым типом нервной системы нет.

Однако тот факт, что подавляющее большинство собак без пассивно-оборонительной реакции оказалось сильного типа, требует анализа этого явления.

Возможно дать этому два объяснения.

Во-первых, можно предположить, что пассивно-оборонительная реакция, не являясь непосредственным свойством слабого типа (против этого говорит отсутствие трусости у Орта, собаки слабого типа), все же более легко возникает у слабых собак.

Во-вторых, можно предположить, что слабый тип чисто случайно сочетается большее количество раз с пассивно-оборонительной реакцией, чем с ее отсутствием. За это говорят следующие данные: если внимательно присмотреться к приведенным родословным, то в большинстве из них в силу случайного подбора скрещиваний трудно и ожидать сочетания слабого типа с отсутствием пассивно-оборонительной реакции. Так, в семействе № 1, в котором рождается наибольший процент нетрусливых собак, родители оказались сильными, поэтому большинство потомков должно быть сильного типа. То же относится к семейству № 5. В семействах №№ 2 и 3 хотя и встречаются слабые собаки, однако все как сильного, так и слабого типа потомки возникают на фоне пассивно-оборонительной реакции, распространенной в этих семействах. Едва ли есть какие-нибудь основания ожидать, чтобы слабые представители этих семейств были бы нетрусливыми. То же относится и к скрещиванию I семейства № 4. Мы считаем, что рождения слабых и нетрусливых собак можно было ожидать наиболее вероятно в скрещивании II и III семейства № 4. В скрещивании II этого семейства произошло расщепление по типу нервной системы и оборонительной реакции так, что в этом помете можно было ожидать рождения нетрусливых, но слабых собак. В скрещивании III этого семейства все потомки от двух слабых родителей оказались слабыми. При независимом наследовании и возникновении слабого типа и пассивно-оборонительной реакции надо было ожидать рождения некоторого числа нетрусливых потомков¹. Этого не произошло. Таким образом, на

¹Рождения нетрусливых собак от этого скрещивания можно ожидать по той причине, что Мелина при скрещивании даже с трусливым самцом дала одного нетрусливого потомка; тем более было основание ожидать рождения нетрусливых особей при скрещивании с нетрусливым Ортом.

основании того, что среди потомков в этих двух пометах не встречается собак с комбинацией слабый тип — отсутствие трусости, возникают некоторые основания ожидать существования отрицательной зависимости между слабым типом и отсутствием пассивно-оборонительной реакции. Однако на основании двух этих пометов утверждать о наличии такой зависимости едва ли возможно.

Таким образом, подводя итог всему изложенному выше, можно сказать следующее: приведенный материал с несомненностью подтверждает данные предыдущих работ (Крушинский) о генетической обусловленности пассивно-оборонительной реакции у собак. Подтверждается мнение Павлова об очевидной наследственной обусловленности типов нервной системы собак (во всяком случае сильного и слабого типов). Анализ параллельного возникновения пассивно-оборонительной реакции и типов нервной системы указывает, что пассивно оборонительная реакция может свободно комбинироваться как с сильным, так и со слабым типом нервной системы. Что касается собак без пассивно-оборонительной реакции, то это были в подавляющем большинстве собаки сильного типа.

Является ли это общей закономерностью или результатом случайного подбора скрещиваний на основании имеющегося в нашем распоряжении материала, ответить нельзя. Анализ показал, что по степени выражения пассивно-оборонительной реакции статистически достоверной разницы между самцами и самками обнаружить не удастся. В то же время разница по степени силы нервной системы оказалась достаточно достоверной.

Все это приводит нас к выводу, что пассивно-оборонительная реакция и тип высшей нервной деятельности являются в значительной степени самостоятельными свойствами нервной системы, которые могут в значительной степени независимо комбинироваться. Так, условия воспитания сильно влияют на оборонительную реакцию, однако, видимо, сравнительно слабо отражаются на общей характеристике типа нервной системы. Это указывает на разные физиологические процессы, лежащие в основе данных свойств поведения собак.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ наследования пассивно-оборонительного поведения собак в связи с типом нервной системы показал значительную независимость возникновения оборонительного поведения от типа нервной системы.

Этот вывод полностью подтверждает мнение, высказанное И.П. Павловым в последние годы его жизни, что трусость собак не отождествима со слабым типом.

В этом направлении важные данные были получены, как мы уже указывали, Майоровым, воспитывавшим щенят в условиях изоляции и показавшим огромное значение воспитания для формирования оборонительного поведения у собак.

Однако воспитание является только одной из причин окончательного формирования типологических и темпераментных особенностей поведения взрослого животного.

Другая сторона, определяющая поведение животного, — это наследственность.

Работа Майорова дала материал для анализа только одного из путей связи между оборонительными и типологическими особенностями поведения — было исследовано влияние воспитания.

Другим путем, ведущим к той же цели — выяснению существующих взаимоотношений между отдельными компонентами поведения, — является наследственный анализ. Этот метод дает возможность проникнуть в сущность тех или других особенностей поведения животного, ибо позволяет четко отдифференцировать отдельные врожденные реакции поведения и рассмотреть их взаимодействие в различных соотношениях в свете истории их наследственного возникновения.

В настоящей работе была произведена попытка проанализировать связь между пассивно-оборонительной реакцией и типом нервной системы, пользуясь генетическим методом. Этот метод дал возможность проследить историю наследственного происхождения оборонительных и типологических особенностей поведения собак, указав на очевидную независимость их возникновения.

Взгляд И.П. Павлова, высказанный им на основании работы Майорова, полностью подтвердился при анализе наследования свойств поведения.

Анализ наследования свойств поведения является, таким образом, новым методом, который поможет физиологу расчленять сложное поведение животных на отдельные компоненты и рассматривать их взаимодействие в различных соотношениях. Являясь методом, который поможет изучению закономерностей физиологии нервной системы, наследственный анализ свойств поведения интересен еще и потому, что может пролить свет на вопрос о связи между функциональными и морфологическими свойствами организма.

Единство формы и функции указывает на необходимость ожидать, что в основе наследования всякого признака поведения должно лежать наследование каких-либо морфологических или химических свойств организма, уже на основе которых и развивается данное поведение.

Установление такой связи поможет изучению этапов онтогенетического возникновения признаков поведения, поможет изучению динамики их развития.

РОЛЬ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ И УСЛОВИЙ ВОСПИТАНИЯ В ПРОЯВЛЕНИИ И ВЫРАЖЕНИИ ПРИЗНАКОВ ПОВЕДЕНИЯ У СОБАК*

В последнее десятилетие своей жизни И.П. Павлов не только уделял большое внимание изучению физиологии высшей нервной деятельности животных, но и поставил вопрос о необходимости широкого изучения всех условий, влияющих на формирование их поведения.

Павлов (1938. С. 653) указывал, что "образ поведения человека и животного обусловлен не только прирожденными свойствами нервной системы, но и теми влияниями, которые падали и постоянно падают на организм во время его индивидуального существования, т.е. зависит от постоянного воспитания или обучения в самом широком смысле этих слов. И это потому, что рядом с указанными выше свойствами нервной системы непрерывно выступает и важнейшее ее свойство – высочайшая пластичность. Следовательно, если дело идет о природном типе нервной системы, то необходимо учитывать все те влияния, под которыми был со дня рождения и теперь находится данный организм".

Изучение типологических особенностей собак тесно переплеталось в павловской школе с изучением оборонительного поведения животных.

В 1925 г. Ю.П. Фроловым была впервые описана пассивно-оборонительная реакция поведения (трусость), а затем другими авторами (Рикман, 1928; и др.) изучено влияние сильных внешних раздражителей на условнорефлекторную деятельность собак с пассивно-оборонительной реакцией поведения.

Описывая основные типы нервной деятельности, Павлов (1927) помещал на крайние полюса – с одной стороны, возбудимых собак, с другой – тормозных (трусливых). Эти крайние типы рассматривались Павловым и его школой как диаметрально противоположные, взаимно исключаящие, и трусливые собаки считались и описывались как "слабый тормозной тип нервной системы".

Однако в дальнейшем Иванов-Смоленский (1932), а затем Розенталь (1936) в работах на трусливых собаках показали, что, несмотря на резко выраженную трусость, эти собаки не могли быть отнесены к слабому типу. В последние годы своей жизни и сам И.П. Павлов отошел от своего первоначального отождествления трусости и слабости нервной системы, считая трусость рефлексом, "который постоянно маскирует истинную силу нервной системы" (Павлов, 1935).

Вопрос о генезисе оборонительного поведения непрост; возникновение его может, очевидно, обуславливаться различными причинами.

Пассивно-оборонительная реакция поведения зависит, с одной стороны, от условий воспитания, а с другой – от наследственности (Крушинский, 1938).

*Изв. АН СССР. 1946. Сер. биол. № 1. С. 69–82.

Майоров разделил два помета щенят на две группы, причем одна группа воспитывалась в условиях изоляции от окружающего мира, а другая – на свободе. Результатом такого воспитания оказалось резкое различие в поведении обеих групп собак. Собаки, воспитанные на свободе, не проявляли пассивно-оборонительной реакции, и наоборот, собаки, воспитывавшиеся в условиях изоляции, проявляли ее в резко выраженной степени (как по отношению к людям, так и вообще к новой обстановке). По мнению Майорова, "заключенные" собаки, несмотря на свой более чем 2-летний возраст, сохранили щенячий тип поведения, не вступив ни разу в борьбу за существование с внешними агентами всякого рода, не испытав своих защитных сил, они поневоле реагируют на изменения подавляющего их многообразия внешнего мира, как и щенята с сильным пассивно-оборонительным рефлексом".

Крушинский на основании изучения большого числа собак показал, что имеется отчетливая зависимость между пассивно-оборонительной реакцией потомков и родителей. Наибольший процент трусливых потомков оказывается в том случае, если оба родителя трусливы, меньший процент трусливых собак рождается от скрещивания трусливых с нетрусливыми собаками, и, наконец, наименьшее количество трусливых особей рождается от скрещивания нетрусливых собак между собой. В последнее время эти данные были подтверждены автором на собаках Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова в Колтушах, где у собак, воспитанных в идентичных условиях одного и того же питомника, было обнаружено значительное различие в оборонительных реакциях в ясной зависимости от оборонительного поведения родителей. Эти данные показали, что пассивно-оборонительная реакция поведения собак может быть обусловлена наследственностью.

Итак, наметились две причины возникновения пассивно-оборонительной реакции поведения у собак: во-первых, влияние воспитания (изоляция от внешнего мира), во-вторых, наследственная обусловленность данной реакции поведения.

Возникает вопрос, являются ли пассивно-оборонительные реакции, обусловленные неблагоприятными условиями содержания и наследственностью, совершенно независимыми – параллельными реакциями поведения, сходными только по картине своего проявления (имеется ли параллелизм генотипической и паратипической изменчивости) или возникновение данной реакции под влиянием неблагоприятных условий содержания является лишь специфической формой реагирования собак определенного генотипа.

Выяснение этого вопроса является первой и основной задачей данной работы.

Для разрешения поставленной задачи исследовалась пассивно-оборонительная реакция у собак двух пород: немецких овчарок и эрдельтерьеров, воспитанных в различных условиях. С одной стороны, исследовались собаки, воспитанные в обычных домашних условиях, имевшие

возможность в той или другой степени познакомиться со всем многообразием внешнего мира. С другой стороны, исследовались собаки тех же пород, воспитанные в питомниках. Эти условия при существующих методах выращивания собак являются в сущности близкими к условиям изолированного содержания, в которых воспитывались собаки, изучавшиеся Майоровым, так как в питомниках собаки большую часть своей жизни проводят в ограниченном пространстве клетки или выгула, почти не соприкасаясь со всем многообразием внешнего мира.

Сравнение возникновения пассивно-оборонительной реакции у собак различного генотипа (двух различных пород) при неблагоприятных условиях содержания может показать ту роль, какую играют наследственные факторы и условия содержания в возникновении данной реакции у собак.

Активно-оборонительная реакция (злобность) у собак исследовалась гораздо меньше, чем пассивно-оборонительная реакция.

Активно-оборонительная реакция впервые в павловской школе была описана в 1916 г. Павловым и Петровой. Ими указываются те внешние условия, при которых проявляется эта реакция: "Первое — это ограниченное, а еще лучше уединенное пространство, где находится собака со своим экспериментатором-хозяином". Второе условие — это ограничение свободы движения, привязь всякого рода. Наконец, третье условие — это властные, смелые и разнообразные, как положительного, так и отрицательного характера действия, движения хозяина по отношению к собаке в указанной обстановке" (Павлов, 1938. С. 318).

Необходимо отметить также особенность активно-оборонительной реакции, являющейся специфической по отношению к различным раздражителям. Как указывает Хамфри (Humphrey, 1934), среди собак встречаются разные особи: у одних проявляются реакции нападения по отношению к человеку, у других — по отношению к собакам. У одной и той же собаки может не быть активно-оборонительной реакции по отношению к человеку, в то время как эта реакция по отношению к собакам будет значительной.

Нами был исследован вопрос о наследовании данной реакции поведения. Собранный генетический материал с совершенной четкостью показал, что активно-оборонительная реакция является наследственным признаком. Однако вопрос о проявляемости и степени выражения данной реакции в зависимости от внешних условий не исследован. Выяснение влияния, которое оказывают различные условия содержания на проявление и выражение активно-оборонительной реакции, явилось второй задачей настоящей работы.

Как показало наше исследование (Крушинский, 1945) по взаимоотношению между активно-и пассивно-оборонительными реакциями, в их основе лежат самостоятельные автономные процессы, одновременно протекающие в нервной системе собаки. Эти данные были добыты с помощью фармакологического метода. Исследование показало, что морфий, инъецированный в определенной дозе собаке, ослабляет выра-

жение активно-оборонительной реакции. На выражение пассивно-оборонительной реакции морфий влияния не оказывает. При инъекции морфия злобно-трусливым собакам, у которых одновременно проявляются обе оборонительные реакции поведения, происходит расчленение кажущегося единым оборонительного поведения: активно-оборонительная реакция ослабляется или исчезает, пассивно-оборонительная остается без изменения. Эти данные указывают на автономность активно- и пассивно-оборонительной реакций.

Параллельный анализ изменчивости активно- и пассивно-оборонительных реакций в зависимости от различных условий воспитания, который должен дать дополнительный материал по вопросу о взаимоотношении данных форм поведения собак, является третьей задачей настоящей работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Материалом для данной работы послужили, как уже указывалось, немецкие овчарки и эрдельтерьеры. Всего было исследовано 272 чистопородных собаки. Все собаки были исследованы лично автором. Материал, включенный в настоящую работу, собирался в течение нескольких лет (1934–1940). Собаки группы "питомнического воспитания" принадлежали к четырем различным питомникам. Так как пассивно-оборонительная реакция проявляется, по нашим наблюдениям, иногда очень поздно – в возрасте около 10–12 мес, то все включенные в обработку собаки были не моложе 1 года.

Раздражителем для выявления оборонительной реакции был незнакомый для собаки человек. Пассивно-оборонительная реакция бывает выражена в весьма различной степени, от самых незначительных, едва уловимых признаков до резко выраженной патологической формы трусости. Между этими крайними полосами выражения трусости имеется непрерывный ряд переходов. Условно собаки по степени выражения трусости делились на 6 групп. Собаки с отсутствием пассивно-оборонительной реакции обозначаются $Tr = 0$, собаки с наличием пассивно-оборонительной реакции обозначаются по возрастающей степени трусости от $Tr = 1$ до $Tr = 6$.

Приводим стандартную шкалу поведения собак, по которой производилось определение трусости:

$Tr = 0$ (совершенно нетрусливые собаки). При приближении к собаке незнакомого человека собака не проявляет никаких признаков трусости. При заходе в вольер и при внезапном звуковом раздражении (удар в ладоши около самой собаки) собака не проявляет никаких признаков испуга.

$Tr = 1$. При приближении к собаке незнакомого человека не проявляет никаких признаков испуга. При приближении незнакомого человека вплотную к собаке не проявляет признаков испуга. При внезапном звуковом раздражении несколько прижимается, приседая к полу; иногда отбегает на 1–2 шага, но затем тотчас же всякие признаки испуга исчезают.

$Tr = 2$. При приближении к собаке незнакомого человека отбегает на несколько шагов. При подзывании ее незнакомым человеком осторожно подходит к нему, присев на согнутых ногах. При звуковом раздражении отбегает.

Тр = 3. При приближении к собаке незнакомого человека отбегает на несколько шагов. При подзывании незнакомым человеком не подходит к нему. При подзывании собаки ее хозяином (ухаживающим за ней человеком), который стоит в 2–3 шагах от незнакомого человека, подходит к хозяину.

Тр = 4. При приближении к собаке незнакомого человека убегает. Обычно забивается в какой-нибудь угол. При подзывании хозяином не подходит, однако делает попытки подойти к нему (делает по направлению к нему 1–2 шага, тянется к нему).

Тр = 5. При приближении к собаке незнакомого человека забивается в угол. В присутствии незнакомого лица, при подзывании хозяином не подходит и не делает попытки подойти. После ухода незнакомого человека выходит оттуда, где пряталась.

Тр = 6. В присутствии незнакомого человека сидит забившись в угол. При подзывании хозяином не выходит и не делает попыток подойти. Обычно наблюдается мочеиспускание, может происходить извержение кала. После ухода незнакомого человека долгое время не выходит из своего убежища.

По степени выражения активно-оборонительной реакции поведения собаки были разделены на три большие, качественно различные группы:

- 1) собаки без активно-оборонительной реакции (З);
- 2) собаки, лающие на незнакомого человека, но без попытки укусить (Зл) (злобно-лающие);
- 3) собаки, пытающиеся укусить человека (Зх) (злобные с хваткой).

Две последние группы делятся, в свою очередь, по степени выражения данного признака на 3 подгруппы: Зл = 1, 2, 3, Зх = 1, 2, 3.

Приводим стандартную шкалу поведения собаки, по которой производилось определение злобности.

З = 0 (незлобные собаки). При приближении к собаке незнакомого человека не проявляет никаких признаков агрессии. При дразнении (резкое, внезапное замахи-вание рукой, удар о решетку) собака не проявляет никаких признаков агрессии.

Зл = 1. При приближении к собаке незнакомого человека не проявляет никаких признаков агрессии. При дразнении лает. После прекращения дразнения лай почти сейчас же прекращается. Во время дразнения собака только лает, не щелкает зубами и не пытается схватить незнакомого человека.

Зл = 2. При приближении к собаке незнакомого человека собака лает, бросается на него. При дразнении лай усиливается, однако собака не щелкает зубами и не пытается схватить подошедшего. При приближении вплотную к собаке она перестает лаять и начинает ласкаться.

Зл = 3. При приближении незнакомого человека собака, едва завидев его, лает, кидается. При этом проявляется резкая двигательная реакция: собака мечется, вертится. При дразнении лай усиливается, собака лает, иногда визжит, однако не делает попыток укусить подошедшего, не щелкает зубами, не скалит их. После ухода незнакомого человека собака долго еще лает.

Зх = 1. При приближении незнакомого человека собака не проявляет никаких признаков агрессии. При дразнении молча или с рычанием бросается, щелкая зубами, пытаясь схватить дразнящего; после прекращения дразнения агрессия исчезает.

Зх = 2. При приближении незнакомого человека собака лает и кидается, пытаясь схватить подошедшего. При дразнении лай усиливается, собака щелкает зубами, скалит их. Если подошедший человек стоит совершенно спокойно в 2–3 шагах от собаки, то через 1–1,5 мин собака начинает лаять с перерывами и, наконец, перестает лаять. Однако, как только человек делает движения, лай возобновляется.

Зх = 3. При приближении незнакомого человека собака лает, кидается на него. При приближении вплотную к собаке она лает, щелкает зубами, хрипло рычит (лай обычно переходит в рычание) и пытается схватить подошедшего. При этом зубы оскаливаются, шерсть ошетинена, изо рта пена, слизистые оболочки бледны, зрачки

расширены. Если спокойно стоять около такой собаки в течение 4—5 мин, она не прекращает своей агрессии.

Конечно, при определении оборонительных реакций по этой методике возможны ошибки в оценке отдельных собак. Однако наш опыт свидетельствует о том, что эти ошибки не являются значительными. На это указывает то, что в тех случаях, когда нам приходилось определять оборонительные реакции у одних и тех же собак по несколько раз на протяжении 3, 4 лет и более, результаты отдельных определений хорошо совпадали друг с другом; и хотя иногда и наблюдалось различие в отдельных оценках, но оно не выходило за пределы одной или двух степеней выражения оборонительной реакции. Как показали наши исследования, проведенные на собаках Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности имени И.П. Павлова, коэффициент корреляции между двумя отдельными определениями пассивно-оборонительной реакции одной и той же собаки в течение 3 последующих лет равен $r = + 0,87 \pm 0,04$. Эти данные, показывая хорошее совпадение отдельных определений, оценивают тем самым и надежность самого метода для выявления оборонительных реакций поведения собак.

ФАКТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ

Пассивно-оборонительная реакция. Все фактические данные по пассивно-оборонительной реакции исследованных нами собак сведены в табл. 1, в которой сопоставлено проявление и выражение этой реакции у эрдельтерьеров и немецких овчарок, воспитывающихся в домашних условиях и в условиях питомника.

Таблица 1. Пассивно-оборонительные реакции у собак

Степень трусости	Эрдельтерьеры, условия				Немецкие овчарки, условия			
	Питомник		Домашние		Питомник		Домашние	
	n	в%	n	в%	n	в%	n	в%
T = 0	65	58,5	34	83,0	7	12,0	32	51,5
T = 1	21	19,0	3	7,5	1	2,0	6	10,0
T = 2	16	14,5	5	9,5	11	19,0	14	22,5
T = 3	6	5,5	—	—	10	17,0	7	11,5
T = 4	3	2,5	—	—	10	17,0	1	1,5
T = 5	—	—	—	—	11	19,0	2	3,0
T = 6	—	—	—	—	8	14,0	—	—
Σ	111	100	41	100	58	100	62	100

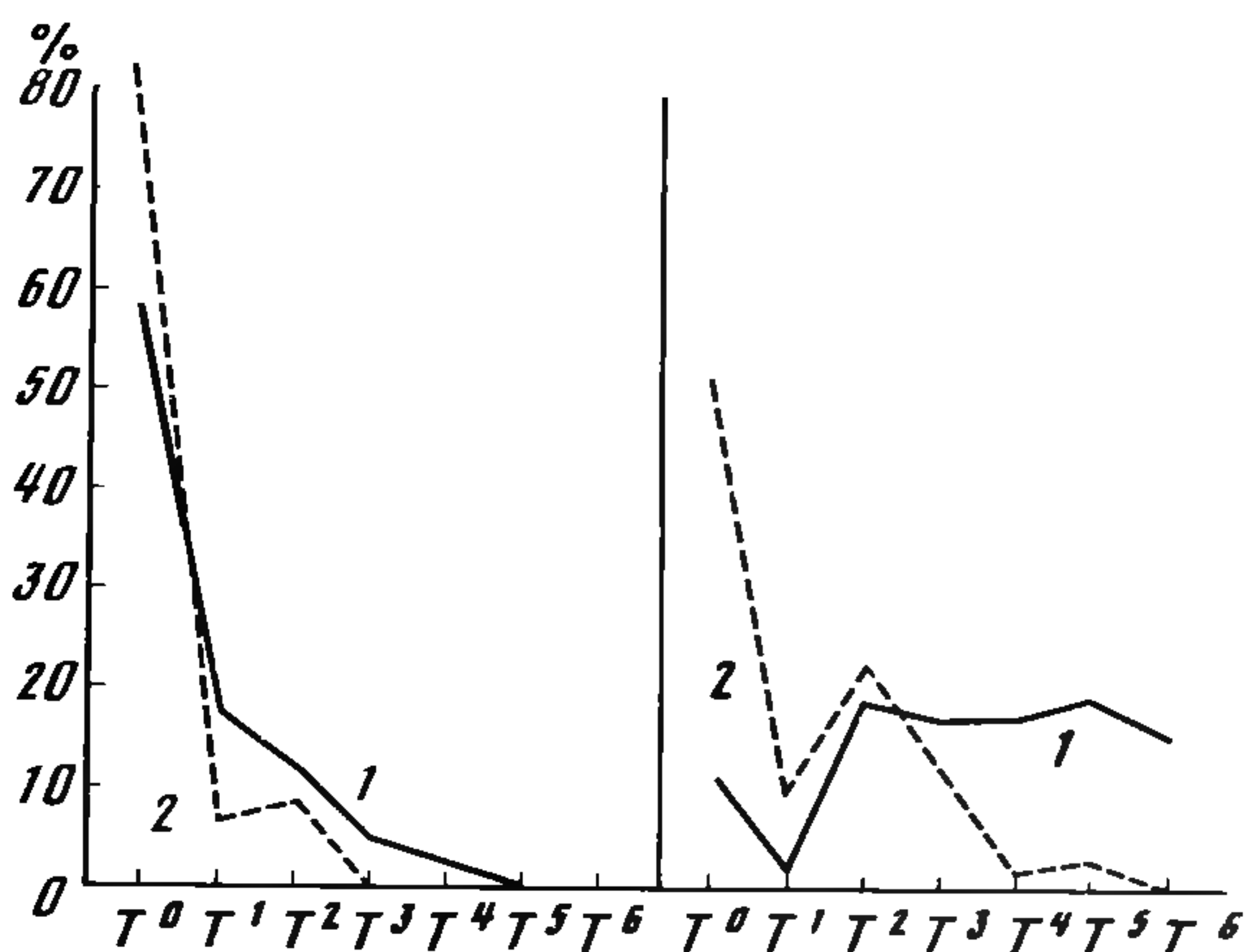


Рис. 1. Пассивно-оборонительная реакция

Слева — эрдельтерьеры, справа — немецкие овчарки. 1 — собаки, воспитанные в питомнике, 2 — в домашних условиях. По оси ординат — процент особей с пассивно-оборонительной реакцией, по оси абсцисс — степень выраженности реакции

В горизонтальных столбцах этой таблицы, начиная с верхнего ряда (группа $T = 0$) и кончая нижним, приведены фактические и процентные данные распределения собак каждой из перечисленных выше групп по степени выражения пассивно-оборонительной реакции.

Из табл. 1 и рис. 1 видно, что:

1) условия изолированного содержания значительно влияют на усиление выражения пассивно-оборонительной реакции обеих исследованных пород собак;

2) средняя степень выражения пассивно-оборонительной реакции немецких овчарок, воспитывающихся в домашних условиях, отличается от пассивно-оборонительной реакции эрдельтерьеров, воспитывавшихся в тех же условиях (разница статистически достоверна — $M_{\text{diff}} = 0,84 \pm 0,20$);

3) условия изолированного воспитания еще резче усиливают выражение пассивно-оборонительной реакции немецких овчарок по сравнению с эрдельтерьерами. Это ясно видно из того, что разница между средней степенью выражения пассивно-оборонительной реакции немецких овчарок, воспитывающихся в условиях свободы и изоляции, значительно выше, чем у эрдельтерьеров (для немецких овчарок $M_{\text{diff}} = 2,27 \pm 0,83$, для эрдельтерьеров $M_{\text{diff}} = 0,48 \pm 0,14$).

Первый из приведенных фактов, указывающий на усиление выражения пассивно-оборонительной реакции при изолированных условиях воспитания, всецело подтверждает данные Майорова.

Различное выражение пассивно-оборонительной реакции у немецких овчарок и эрдельтерьеров, воспитывающихся в условиях свободы, указывает на значение генотипа в возникновении данной реакции.

Таблица 2. Активно-оборонительные реакции у собак

Степень выраже- ния злоб- ности	Эрдельтерьеры, условия				Немецкие овчарки, условия			
	Домашние		Питомник		Домашние		Питомник	
	n	в%	n	в%	n	в%	n	в%
Зл = 0	6	16,0	51	53,0	5	8,0	19	40,5
Зл = 1	4	11,0	7	7,5	8	13,0	6	13,0
Зл = 2	6	16,0	12	12,5	6	10,0	3	6,5
Зл = 3	—	—	1	1,0	5	8,0	—	—
Зх = 1	5	13,5	7	7,5	5	8,0	8	17,0
Зх = 2	16	43,5	18	18,5	13	37,0	9	19,0
Зх = 3	—	—	—	—	10	16,0	2	4,0
Σ	37	100	96	100	52	100	47	100

Наибольший интерес представляет установление факта, что немецкие овчарки и эрдельтерьеры – собаки различных генотипов – различно проявляют пассивно-оборонительную реакцию в ответ на сходные условия содержания.

Эти данные указывают на то, что пассивно-оборонительная реакция, возникающая у собак в условиях изолированного содержания, и пассивно-оборонительная реакция, возникшая как результат наследования данной формы поведения, не являются независимыми параллельными реакциями, имеющими лишь сходное выражение. Пассивно-оборонительная реакция, возникающая при неблагоприятных условиях воспитания, является результатом определенной наследственной формы реагирования собаки на данные условия воспитания; она является результатом взаимодействующего влияния генотипических и паратипических условий.

Активно-оборонительная реакция. Фактический материал по активно-оборонительной реакции сведен в табл. 2 и рис. 2.

Приведенные данные показывают, что условия изолированного содержания ослабляют как проявление, так и выражение активно-оборонительной реакции. Разница в средней степени выражения активно-оборонительной реакции у собак, воспитывающихся в домашних условиях и в питомниках, равная для эрдельтерьеров $M_{diff} = 0,68 \pm 0,14^1$, для немецких овчарок $M_{diff} = 0,53 \pm 0,14$, оказалась статистически вполне достоверной.

¹При биометрической обработке по степени выражения активно-оборонительной реакции все собаки были разбиты на три степени выражения этого рефлекса: 1 – незлобные; 2 – злобные без хватки; 3 – злобные с хваткой.

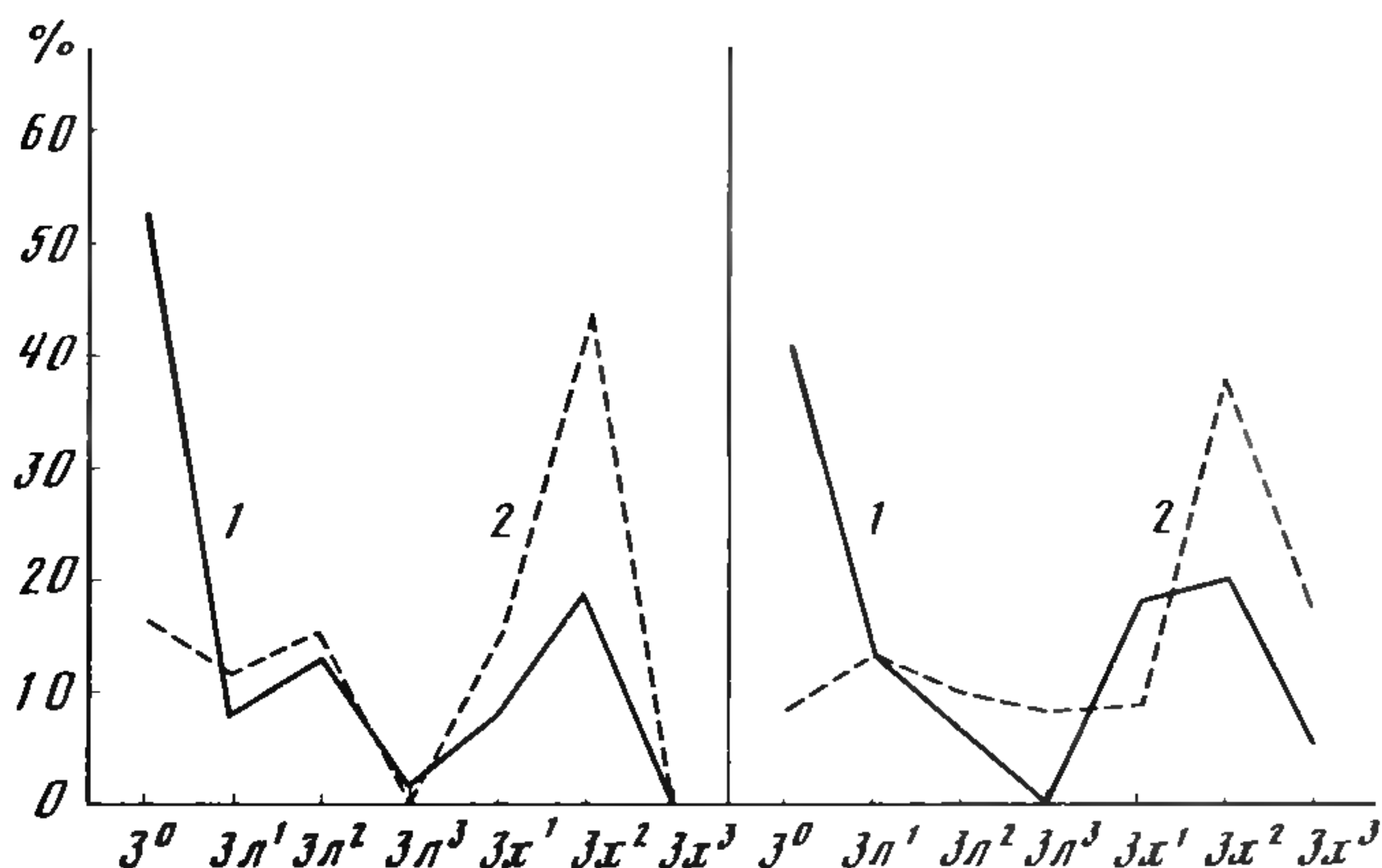


Рис. 2. Активно-оборонительная реакция

Слева — эрдельтерьеры, справа — немецкие овчарки. Обозначения те же, что и на рис. 1

Таким образом, активно-оборонительная реакция, как видно из приведенного материала, ослабляется под влиянием условий изолированного содержания. При этом обе породы собак проявляют сходную картину изменения реакции в условиях изолированного содержания.

Для полного выражения активно-оборонительной реакции необходимо, как видно из приведенного материала, соприкосновение собаки во время своего развития с многообразием внешнего мира. В этом отношении активно- и пассивно-оборонительные реакции диаметрально противоположны. В то время как условия изолированного содержания усиливают выражение пассивно-оборонительной реакции, те же условия ослабляют активно-оборонительную реакцию.

Взаимоотношение между активно- и пассивно-оборонительными реакциями. Анализ активно- и пассивно-оборонительных реакций показал, что каждая из этих реакций имеет различные картины изменчивости у исследованных нами пород собак, воспитывавшихся в различных условиях. В то время как активно-оборонительная реакция имеет параллельный характер изменения у немецких овчарок и эрдельтерьеров в зависимости от различных условий содержания, пассивно-оборонительная реакция, наоборот, изменяется различно в зависимости от различных условий содержания у этих же пород собак. Этот факт подтверждает сделанный нами в предыдущих исследованиях вывод, что активно- и пассивно-оборонительные реакции поведения являются автономными, самостоятельными процессами, которые только объединяются под общим названием "оборонительных".

В табл. 3 приведены данные по дальнейшему анализу взаимоотношения между активно- и пассивно-оборонительными реакциями. В этой

таблице представлены коэффициенты корреляции¹ между активно- и пассивно-оборонительными реакциями у четырех исследованных нами групп собак.

Из этой таблицы видно отсутствие корреляции между активно- и пассивно-оборонительными реакциями как у немецких овчарок, так и у эрдельтерьеров, воспитывающихся у частных лиц, и наличие небольших

Таблица 3. Коэффициенты корреляции (*r*) между активно- и пассивно-оборонительными реакциями у немецких овчарок и эрдельтерьеров, воспитанных в разных условиях

Условия воспитания	Эрдельтерьеры	Немецкие овчарки
Домашние	0	+ 0,11 ± 0,13
Питомники	+ 0,24 ± 0,09	− 0,28 ± 0,13

корреляций с обратными знаками для обеих пород, воспитывающихся в питомниках. Мы полагаем, что полученные нами цифры не являются случайными. Отсутствие корреляций между активно- и пассивно-оборонительными реакциями у эрдельтерьеров и немецких овчарок, воспитывающихся в домашних условиях, является отражением того, что эти реакции могут свободно комбинироваться друг с другом. Наличие же корреляций при условиях содержания в питомниках иллюстрирует, что эти, хотя и самостоятельные, реакции могут находиться в определенном взаимодействии, оказывая определенные взаимовлияния. Существование положительной и отрицательной корреляций между активно- и пассивно-оборонительными реакциями у эрдельтерьеров и немецких овчарок, воспитанных в питомниках, обусловливается, по нашему мнению, положительной и отрицательной индукцией, существующей между теми физиологическими процессами в нервной системе собаки, которые лежат в основе данных реакций. Как мы видели выше, пассивно-оборонительная реакция эрдельтерьеров и немецких овчарок изменяется различно в условиях содержания в питомниках. Небольшое усиление пассивно-оборонительной реакции, которое вызывают условия изолированного содержания, у эрдельтерьеров приводит к положительной индукции активно-оборонительного рефлекса — отсюда та положительная корреля-

¹Коэффициент корреляций вычисляется по следующим рядам: для пассивно-оборонительной реакции ряд состоял из 7 классов: от $T = 0$ (нетрусливые собаки) до $T = 6$ (максимальная степень пассивно-оборонительной реакции); для активно-оборонительной реакции ряд состоял из 3 классов: 3_0 , $3_л$, $3_х$. Варианты классов $3_л$ и $3_х$ при вычислении коэффициента корреляции объединялись нами в соответствующие группы злобно-лающих и злобно-хватающих собак.

ция, которую нам удалось установить у собак этой группы. У немецких овчарок, воспитанных в питомниках, резкое усиление пассивно-оборонительной реакции приводит уже не к положительной, а к отрицательной индукции, к подавлению этой реакции активно-оборонительной – отсюда та отрицательная корреляция, которую мы улавливаем у собак этой группы.

Наличие отрицательной индукции со стороны резко выраженной активно- и пассивно-оборонительной реакции было нами показано экспериментально в упомянутой выше работе при применении инъекций кокаина и морфия собакам, у которых имеются одновременно обе эти реакции. Поэтому та отрицательная корреляция между злобностью и трусостью, которую мы улавливаем у немецких овчарок, воспитывающихся в условиях изоляции и имеющих резко выраженную трусость, подавляющую в какой-то степени проявление и выражение злобности, находится в полном соответствии с полученным нами экспериментальным материалом.

Наличие положительной корреляции при небольшом усилении трусости, которую вызывают условия изолированного содержания у эрдельтерьеров и в основе которой лежит, как мы полагаем, положительная индукция, не являлось для нас неожиданностью. Повседневное наблюдение показывает, что испугавшаяся собака вслед за проявлением пассивно-оборонительной проявляет активно-оборонительную реакцию, происходящую, очевидно, в результате положительной индукции. И надо полагать, что небольшое усиление пассивно-оборонительной реакции, которое вызывают условия изолированного содержания у эрдельтерьеров, дает некоторую положительную индукцию активно-оборонительной реакции.

Таким образом, мы полагаем, что активно- и пассивно-оборонительные реакции, являясь самостоятельными реакциями, находятся в постоянном взаимодействии, причем при различной степени выражения данных реакций наблюдаются и различные фазы этого взаимодействия. С одной стороны, каждый физиологический процесс, лежащий в основе данных реакций, может независимо протекать в нервной системе собаки, не оказывая влияния один на другой. Эту фазу автономного протекания данных процессов мы видим у эрдельтерьеров и немецких овчарок, воспитывающихся в домашних условиях; у этих собак наблюдается отсутствие корреляции между активно- и пассивно-оборонительными реакциями. Небольшое усиление пассивно-оборонительной реакции, которое мы наблюдаем у эрдельтерьеров, воспитанных у частных лиц, приводит к положительной индукции активно-оборонительной реакции. И наконец, значительное усиление пассивно-оборонительной реакции вызывает, наоборот, отрицательную индукцию – ослабление активно-оборонительной реакции; с этой фазой взаимоотношения оборонительных реакций мы встречаемся у немецких овчарок, воспитанных в условиях питомников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ формирования оборонительных реакций у собак установил взаимодействие генетических и паратипических условий в возникновении данных реакций поведения.

В наших предыдущих работах на примере оборонительных реакций была показана сложная зависимость возникновения врожденных реакций поведения от различных условий. Для проявления и выражения оборонительных реакций большое значение имеет степень возбудимости животного. При малой возбудимости наследственно обусловленная реакция может вообще не проявиться. Железы внутренней секреции, изменяющие возбудимость нервной системы, как, например, щитовидная железа, изменяют тем самым проявление и выражение данных реакций поведения (Крушинский, 1938). Большое значение для проявления и выражения оборонительных реакций имеет соотношение между самими оборонительными реакциями: резкое развитие одной из реакций (активно- или пассивно-оборонительной) может совершенно подавить проявление другой. При повышении возбудимости нервной системы, усиливающей проявление и выражение оборонительных реакций, происходит и усиление антагонизма между ними. Более "сильный" рефлекс подавляет проявление менее резко выраженного рефлекса.

Данные настоящей работы расширили наши представления о генезисе оборонительного поведения, показав, что условия изоляции животного от внешнего мира, влияя на возникновение оборонительного поведения, тесно взаимодействуют с наследственными факторами, обуславливающими возникновение данных признаков поведения. Следует, однако, иметь в виду, что на развитии оборонительного поведения животного сказываются еще и другие факторы. Указанные нами две причины — наследственная обусловленность и влияние неблагоприятных условий содержания, приводящие к возникновению пассивно-оборонительной реакции, не являются параллельными, независимыми путями наследственной и ненаследственной изменчивости, значение которой для эволюции действительно подчеркивается в последние годы рядом авторов (Гольдшмидт, Шмальгаузен, Кирпичников и др.). Наш анализ показал тесное взаимодействие наследственных и ненаследственных условий в формировании признака. Влияние неблагоприятных условий содержания (изоляция от внешнего мира) вызывает возникновение оборонительного поведения в тесной зависимости от того генотипа, которым обладает та или иная собака.

Провести демаркационную линию между наследственной и ненаследственной пассивно-оборонительной реакцией едва ли возможно. Ибо, с одной стороны, эта реакция может быть вызвана в той или другой степени неблагоприятными условиями воспитания (Майоров, 1933), с другой стороны, она, несомненно, наследуется (Крушинский) и, наконец, как видно из настоящей работы, возникновение этой реакции происходит при тесном взаимодействии как тех, так и других факторов. У собак определенного генотипа возникновение данной реакции поведения происходит, видимо, очень легко даже при свободном воспитании, и эта склонность к

легкому ее возникновению передается по наследству. В этом случае можно говорить о "наследственной" пассивно-оборонительной реакции. С другой стороны, исключительно неблагоприятными условиями содержания можно вызвать пассивно-оборонительную реакцию, видимо, у собаки, не имеющей "наследственной предрасположенности" к проявлению данной реакции поведения. В этом случае можно говорить о "приобретении" пассивно-оборонительной реакции.

Данные настоящей работы важны для практики служебного собаководства. Для получения служебной военной собаки необходимо искоренить у нее пассивно-оборонительную реакцию и, наоборот, развить нужную для ряда служб активно-оборонительную реакцию.

Настоящая работа указывает, что это может быть достигнуто двумя путями. Для искоренения пассивно-оборонительной реакции необходимо предоставление щенятам питомников как можно большей свободы, возможности общения со всем многообразием внешнего мира, однако это одно мероприятие еще недостаточно для борьбы с возможностью возникновения данной реакции — одновременно должна проводиться тщательная работа с полным исключением собак с пассивно-оборонительной реакцией из числа производителей.

Получение активно-оборонительных, злобных собак может быть, как показывают данные настоящей работы, достигнуто в основном путем правильного воспитания собак. Являясь наследственным признаком (Крушинский, 1938), эта реакция поведения нуждается для своего проявления и выражения в общении собаки с многообразием внешнего мира. Что касается селекции по этому признаку, то мы считаем, что этот вопрос менее актуален, так как подавляющее большинство особей исследованных нами пород служебных собак (немецкие овчарки, доберман-пинчеры, эрдельтерьеры) обладают этим признаком в совершенно достаточной степени. И основное усилие должно быть направлено только на правильное воспитание собаки с данной реакцией поведения.

КОРРЕЛЯЦИЯ МЕЖДУ КОНСТИТУЦИОНАЛЬНЫМ СТРОЕНИЕМ ТЕЛА И ПОВЕДЕНИЕМ СОБАК*

Задача настоящей работы — установить зависимость между поведением и конституциональными чертами строения тела у собак. В основу деления собак по конституциональному строению тела положена схема, предложенная Малиновским (1945) для человека. Согласно этой схеме, оценка конституциональных свойств строения тела дается по двум координатам.

В основе первой координаты лежит различный обменный баланс всех тканей организма. У эйрисомной конституции (у собак мы называем ее широкотелой) уровень тканевого питания повышен; у лептосомной конституции (у собак — узкотелой) — понижен. В основе второй координаты лежит различный рост тканей. У атлетической конституции по сравнению с церебральной (у собак — изящной) более интенсивные процессы роста, приводящие к изменению пропорций тела.

Большинство авторов, занимающихся вопросами конституции сельскохозяйственных животных и собак (Бородин, Щербаков, 1932; Вережагин, 1936; Комиссаржевский, 1940; Лобачев, 1929; Смирнов, 1936) описывают только две конституции, соответствующие тем, которые мы называли узко- и широкотелой. Атлетическая и изящная конституции у собак почти не описаны в литературе, что и привело к необходимости специального исследования этого вопроса.

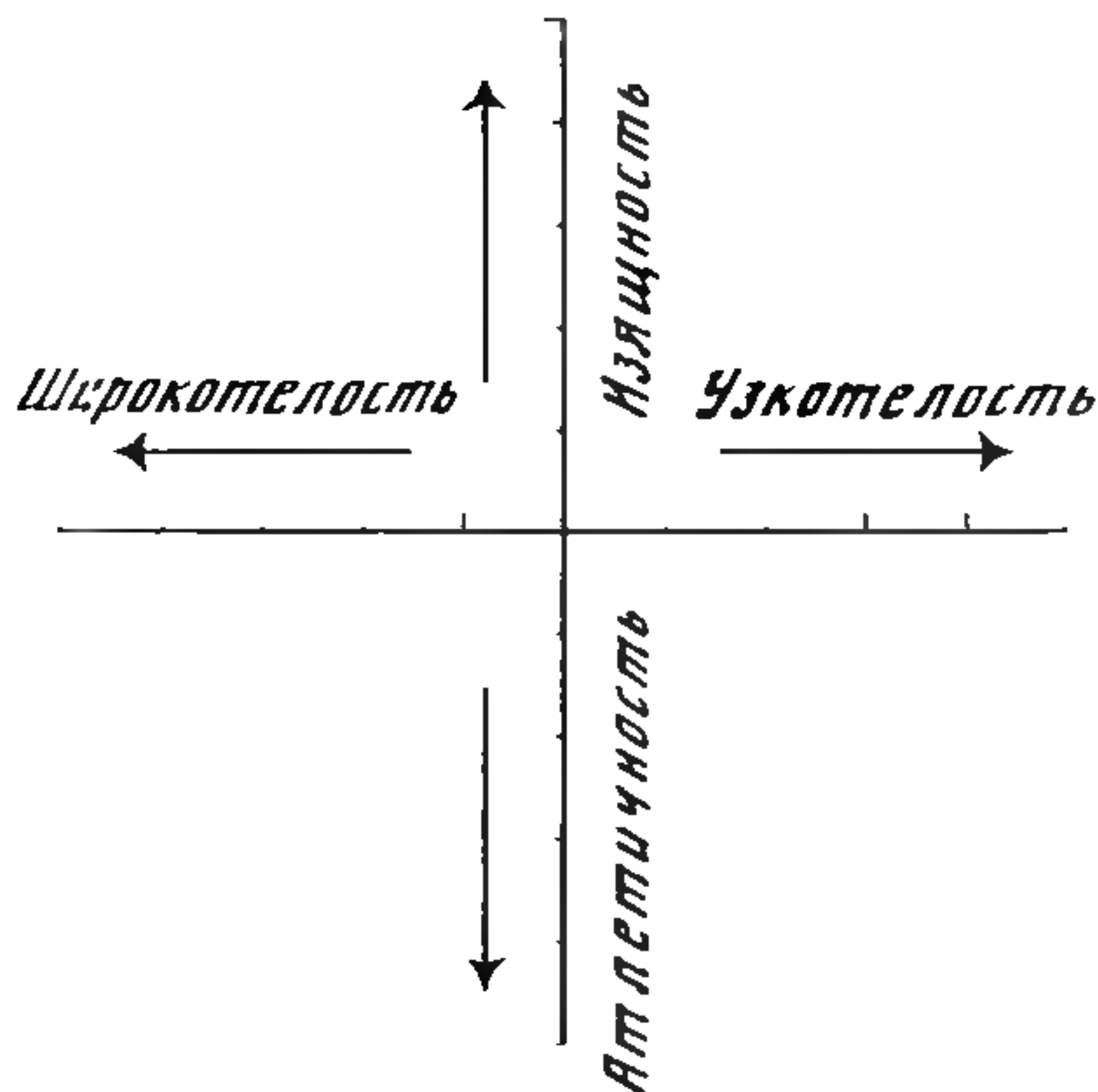
Измерения показали, что черепа крупных пород собак и волков значительно отличаются от черепов средних и мелких пород собак (а также шакалов и лисиц), причем эти отличия закономерно направлены в одну и ту же сторону.

В табл. 1 представлены эти данные. Как видно, черепа крупных собак характеризуются относительным увеличением сагитального гребня, надглазничных отростков и сужением черепной коробки. Это показывает, что изменение общих размеров существенно изменяет общие пропорции тела, давая право выделять гетерогенный рост в качестве самостоятельной координаты конституционального строения собак.

Таким образом, мы выделяем у собак две основные координаты морфологических изменений: узкотело-широкотелую и изящно-атлетическую. Каждая собака оценивалась по обеим координатам. Каждая из координат разбивалась на 11 градаций (на одну среднюю точку и 5 градаций каждой конституции (см. рисунок)). В зависимости от степени выраженности конституциональных признаков собаки ей давалась та или другая оценка по величинам каждой координаты.

Материалом для выяснения зависимости между поведением и строением тела послужила 241 собака (немецкие овчарки, лайки и беспородные). Собаки разной конституции оценивались по степени возбудимости, силе нервной системы, скорости выработки условных рефлексов и оборонительным реакциям. Исследование показало следующее.

*Докл. АН СССР. 1946. Т. 52, № 7. С. 639—642.



Координаты конституционных свойств собак

1. Между степенью возбудимости собак и конституционными свойствами существует небольшая зависимость. Узкотелые собаки имеют больше вероятности быть повышено возбудимыми, чем широкотелые. Изящные имеют больше вероятности быть повышено возбудимыми, чем атлетические. В табл. 2 представлены суммарные данные по сравнению возбудимости у изящных, узкотело-изящных и узкотелых собак, с одной стороны, с возбудимостью атлетичных, широкотело-атлетичных и широкотелых – с другой.

2. Между силой нервной системы собак и обеими координатами конституциональных свойств существует небольшая зависимость. Широко- телые собаки имеют больше вероятности обладать повышенной силой

Таблица 1. Средние индексы промеров черепов у собак различных пород и других собачьих

Общий размер тела	<i>n</i>	Ширина череп- ной коробки длина черепа	Сагитальный гребень длина черепа	Надглазничные отростки длина черепа
Крупный*	13	0,22	0,13	0,08
Средний**	15	0,25	0,09	0,08
Мелкий***	7	0,41	0,05	0,04

*Леонбергер, сенбернар, доги, меделянская собака, борзые, кавказская овчарка, волки.

**Овчарки, доберман-пинчер, гончие, сеттера, пойнтер, лайки, шакал.

***Мопсы, левретки, такса, карликовый пинчер, лисицы.

Таблица 2. Сравнение возбудимости у собак различных конституций

Порода	Возбудимость		Различие	M _{diff} /md
	узкотелых, узкотело-изящных и изящных	широкотелых, широкотело-атлетичных и атлетичных		
Немецкие овчарки	3,71±0,23*	3,09±0,24	0,62±0,33	1,88
Немецкие овчарки	74,64±7,8**	63,83±10,10	10,79±12,7	0,85
Лайки	68,30±6,07	43,84±10,8	24,46±12,4	2,00
Беспородные	73,67±10,7	40,86±6,95	32,81±12,75	2,55

*Показатели даны в баллах по принятой нами шкале оценки возбудимости.

**Показатели шагомера, надетого на собаку, за 2 мин при возбуждении ее пищей.

нервной системы,¹ чем узкотелые. Атлетичные собаки имеют больше вероятности обладать повышенной силой нервной системы, чем изящные. В табл. 3 представлены данные по сравнению силы нервной системы у изящных, узкотело-изящных и узкотелых собак с силой нервной системы атлетичных, широкотело-атлетичных и широкотелых собак.

3. Между качеством выработки индивидуально приобретенного поведения (дрессировка по службе связи) и конституциональными чертами строения тела собак установить зависимость не удалось (см. табл. 4).

4. Активно-оборонительная реакция (злобность) находится в небольшой положительной связи с атлетичной конституцией, свободно комбинируясь с узкотело-широкотелой координатой. Установить связь между строением тела и пассивно-оборонительной реакцией (трусливостью) не удалось (табл. 5).

Проведенная работа указывает, что различные направления координат конституциональных черт строения тела собак связаны с различным поведением. Можно видимо, выделить в основном две альтернативные группы конституций, характеризующихся определенным типом поведения: первая группа включает изящное, изящно-узкотелое и узкотелое строение. Собаки этих конституций характеризуются большей возбудимостью и меньшей силой нервной системы. Вторая группа включает атлетичес-

¹Сила нервной системы оценивалась на основании реакции собаки на звуковой раздражитель значительной силы (трещотка). Оценка производилась по баллам 1—8 по возрастающей силе нервной системы.

Таблица 3. Сравнение силы нервной системы у собак различной конституции

Порода	Сила нервной системы		Различие	M _{diff} /md
	Узкотелых, узкотело-изящных и изящных	Широкотелых, широкотело-атлетичных		
Немецкие овчарки	3,28±0,18	3,52±0,17	0,24±0,28	0,85
Немецкие овчарки	3,31±0,18	3,52±0,19	0,21±0,28	0,84
Лайки	2,85±0,20	3,79±0,15	0,94±0,24	3,91
Беспородные	2,50±0,30	3,05±0,46	0,55±0,55	1,00

Таблица 4. Корреляция между конституцией и дрессируемостью (по службе связи)

Группа собак	n	Координата конституции	Коэффициент корреляции
I	19	Узкотело-широкотелая	+0,09±0,23
I	19	Изящно-атлетичная	−0,11±0,23
II	59	Узкотело-широкотелая	+0,08±0,13
II	59	Изящно-атлетичная	−0,09±0,13

Таблица 5. Связь между конституцией и реакцией у собак

Конституциональные координаты	Зависимость между конституцией и активно-оборонительной реакцией (коэффициенты корреляции)	Зависимость между конституцией и пассивно-оборонительной реакцией
Изящно-атлетическая	+0,17±0,11	+0,008±0,12
Узкотело-широкотелая	−0,02±0,12	−0,08±0,12

кое, широкотело-атлетическое и широкотелое строение. Собаки этих конституций характеризуются меньшей возбудимостью и большей силой нервной системы.

Таким образом, в пределах каждой группы указанных конституций недостаток одного свойства нервной системы компенсируется в какой-то степени другим ее свойством. Собаки узкотело-изящной конституции, среди которых встречаются особи со слабой нервной системой, обладают в среднем более высокой возбудимостью, компенсирующей слабость их нервной системы. И наоборот, собаки широкотело-атлетичной конституции, среди которых чаще встречаются мало возбудимые особи, обладают в среднем более сильной нервной системой, компенсирующей недостатки степени их возбудимости.

Успешности в выработке индивидуально-приобретенного поведения (дрессировка) способствуют большая сила и повышенная возбудимость собаки. Поэтому надо ожидать, что разные конституциональные типы, у которых оба эти свойства нервной системы выражена в противоположной степени, не будут обнаруживать существенных различий в выработке индивидуально приобретенного поведения. Полученные нами данные находятся в полном согласии с этим.

Отсюда следует, что разнородная в отношении конституциональных типов популяция собак не обладала бы различием в способности к выработке индивидуально приобретенного поведения, так как конституция явилась бы связующим моментом между противоположными свойствами нервной системы, от которых зависит выработка этого поведения. Конституция выступала бы в этом случае в роли "стабилизатора", определяющего единообразие популяции в отношении способности к выработке индивидуально приобретенного поведения.

ИСКУССТВЕННОЕ УСИЛЕНИЕ ОБОНЯНИЯ У СЛУЖЕБНЫХ СОБАК*

Литературные данные, касающиеся усиления обоняния, относятся главным образом к людям. По данным А.С. Мозжухина (1946 г.), после приема веществ, возбуждающих нервную систему (кофеин, эфедрин), повышается чувствительность органа обоняния к запаху этилового спирта и уксусной кислоты. А.И. Бронштейн (1950 г.), выясняя влияние стрихнина, кофеина, фенамина и пирамидона на величину порога восприятия запаха таких веществ, как кумарин, камфора и другие, установил, что кофеин повышает чувствительность к запаху на 15–20 %, стрихнин — на 15–30 % и фенамин — на 35–55 %.

*Журн. высш. нервн. деятельности. 1959. Т. 9, вып. 2. С. 284–290. Совм. с Д.А. Флес-сом.

Фенамин оказывается наиболее действенным средством для повышения чувствительности обонятельного анализатора человека по сравнению с другими изученными веществами (кофеин, стрихнин и др.) (Бронштейн, 1951; Серейский, 1943).

Изучение влияния фенамина на условные рефлексy у собак и некоторых других животных показало, что этот препарат в оптимальных дозах оказывает благотворное влияние на высшую нервную деятельность, большие же его дозы могут вызывать нарушения высшей нервной деятельности (Воронин, Ширкова, 1948; Фаддеева, 1951; Павлов Б.В., 1950; Наметкина, 1955; и др.).

Указания об усилении обоняния у собак под влиянием фенамина, кофеина и брома имеются в работе Д.А. Флесса (1952) и Н.М. Мызникова (1958).

Более детальное изучение действия фенамина на обонятельный анализатор собаки представляет большой интерес с теоретической и практической точек зрения. Располагая простым и объективным методом количественной оценки чутья у собак (Крушинский и др., 1946; Флесс, 1952), мы имели возможность выяснить характер действия фенамина на остроту обоняния. Этот метод позволил выяснить влияние указанного препарата на активность поиска, являющегося одним из компонентов чутья, обуславливающих качество работы служебной собаки.

МЕТОДИКА

Острота обоняния оценивалась по максимальному числу прослоек материи, через которые собака могла уловить запах навески мяса. Способность к поиску определялась по общей активности и характеру принюхивания в поиске, по четкости дифференцировки¹ ящиков и сохранению работоспособности на протяжении всего обследования, занимающего обычно 20–60 мин.

Оценки поиска выставлялись по четырехбальной системе: наиболее активный поиск обозначался как поиск I степени, наименее активный – IV степени.

Изучение влияния фенамина на чутье проводилось в двух направлениях: во-первых, при помощи дифференцировочных ящиков определялись характер и степень изменений, происходящих в чутье собаки после дачи ей фенамина; во-вторых, исследовалось влияние фенамина на качество выполнения собакой приемов, связанных с использованием чутья – ”следовой” работы и ”выборки”.

¹По нашей методике собака приучается из двух одинаковых ящиков выбирать по запаху и царапать только ящик с мясом. Некоторые собаки, в том числе и обладающие хорошим обонянием, царапают оба ящика. У таких собак выработанный условный рефлекс, по-видимому, сохраняет генерализованный характер, что указывает на отсутствие четкой дифференцировки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Влияние фенамина на остроту обоняния. У собак предварительно оценивалась острота обоняния при помощи дифференцировочных ящиков. Сразу же после этого им давался фенамин (в таблетках) в дозах от 0,01 до 0,02 г. Через разные промежутки времени (от 40 мин до 8 ч) проводилось повторное определение остроты обоняния. Изменения в остроте обоняния и в активности поиска позволяли судить об эффективности действия фенамина.

Опыты проведены на 24 собаках: 19 собак получали один фенамин, 5 собак (наиболее возбудимые) получали фенамин вместе с бромом. У 5 собак из 19, получавших один фенамин, в дальнейшем было испытано действие смеси фенамина с кофеином. Полученные результаты представлены в табл. 1.

Почти у всех собак под влиянием фенамина острота обоняния усиливалась. У большинства собак действие фенамина оказалось весьма значительным, у остальных оно было несколько меньшим. У собаки Пальма фенамин вызвал настолько сильное возбуждение, что у нее не удалось определить остроту обоняния.

У 14 собак под действием фенамина заметно улучшился поиск: он стал более активным и четким.

Смесь фенамина с кофеином и фенамина с бромом оказывала примерно такое же воздействие, как и один фенамин. Однако у некоторых собак можно было отметить тенденцию к улучшению показателей остроты обоняния. У собак, получивших фенамин с бромом, улучшилась дифференцировка, а три из пяти собак, получивших смесь фенамина с кофеином, смогли пронюхать на две-четыре прослойки материи больше, чем при даче одного фенамина.

Определение остроты обоняния производилось через разные промежутки времени после дачи препарата: в 10 опытах через 35–55 мин после дачи фенамина, в 10 опытах – через 1–2 ч и в 10 опытах – через 3–8 ч. Во всех этих случаях наблюдалось заметное усиление чутья. Очевидно, действие фенамина на обоняние у собаки продолжается не менее 8 ч.

На собаке Декс был поставлен контрольный опыт с двукратным определением остроты обоняния с часовым интервалом, без дачи фенамина. Никого изменения остроты обоняния у этой собаки не произошло.

Изложение позволяет сделать вывод о значительном повышении чувствительности обонятельного анализатора у собак под влиянием 10–15 мг фенамина и его комбинации с кофеином. У резко возбудимых собак хороший эффект оказывает комбинация фенамина с бромом. Под влиянием фенамина улучшается не только острота обоняния, но усиливается активность поиска.

Влияние фенамина на розыскную работу собак. Работа проводилась на собаках, находящихся в дрессировке, а также уже работающих на розыскной службе. Для опытов были выбраны средние и плохо работающие собаки. Было проведено 65 опытов на 40 собаках. Качество работы собаки по следу после дачи фенамина сравнивалось с ее работой до дачи препарата. Фенамин давался в дозе 0,010–0,02 г за 40–80 мин до пуска на

Таблица 1. Влияние фенамина и его смесей с бромом и кофеином на чутье собак

Кличка собаки	Доза, г			Число прослоек	
	фенамин	фенамин + кофеин	фенамин + бром	до дачи	после дачи
1	2	3	4	5	6
Джек I	0,015	—	—	10	20
Альтон	0,015	—	—	14	20
Джек II	0,015	—	—	3	10
Арно	0,015	—	—	8	14
Рекс	0,015	—	—	7	20
Пальма	0,015	—	—	8	?
Муза	0,015	—	—	8	16
Пальма II	0,015	—	—	10	18
Аза	0,015	—	—	10	20
Дик	0,015	—	—	8	20
Абрек	0,015	—	—	12	16
Джилльда	0,015	—	—	14	20
Джек III	0,02	—	—	5	12
Дик II	0,015	—	—	1	10
»	—	0,015+0,2	—	1	?
Уран	0,015	—	—	7	12
»	—	0,015+0,2	—	8	14
Джувльбарс	0,015	—	—	5	12
»	—	0,015+0,2	—	7	12
Ви́ра	0,015	—	—	8	16
»	—	0,015+0,3	—	7	20
Джек II	0,015	—	—	3	10
»	—	0,015+0,3	—	5	12
Рой	0,015	—	—	8	16
»	0,015	—	0,01+2,0	8	12
Джилльда	—	—	0,01+0,5	5	8
Том	—	—	0,01+1,0	10	16
Джек V	—	—	0,015+3,0	5	16
Мурат	—	—	0,015+2,0	10	18
Среднее				7,4	15,2
Декс	—	—	—	8	8

*В случаях, не указанных в примечании, дифференцировка осталась без изменений.

Активность поиска		Время после дачи	Примечание*
до дачи	после дачи		
7	8	9	10
I	I	35 мин	—
I—II	I	43 мин	—
III	II—III	40 мин	Дифференцировка ящиков улучшилась.
II	I	45 мин	—
II—III	II	45 мин	—
II	Хаот. поиск	35 мин	Чрезмерное возбуждение и нарушение дифференцировки ящиков. Дифференцировка ухудшилась.
I	I	1 ч	—
II	I—II	4 ч 45 мин	—
I	I	1 ч 05 мин	—
II—III	II	45 мин	—
II	I—II	4 ч 45 мин	Дифференцировка улучшилась.
II	I	8 ч	То же
III—IV	I	55 мин	»
II	I—II	1 ч 45 мин	Дифференцировка улучшилась.
II	Хаот. поиск	1 ч 25 мин	Дифференцировка нарушилась
III	II—III	3 ч 30 мин	—
II	II	1 ч 15 мин	—
II—III	II—III	45 мин	—
		1 ч 25 мин	—
III	II—III	55 мин	—
III	I—III	4 ч 10 мин	Дифференцировка улучшилась
III	II—III	1 ч 10 мин	—
II—III	II—III	1 ч	—
II	I	1 ч 30 мин	—
II	I	8 ч 05 мин	Дифференцировка улучшилась.
III	III	6 ч	То же.
II	I—II	6 ч	»
II	I—II	2 ч	»
II	I—II	55 мин	»
I—III	I—III	1 ч	

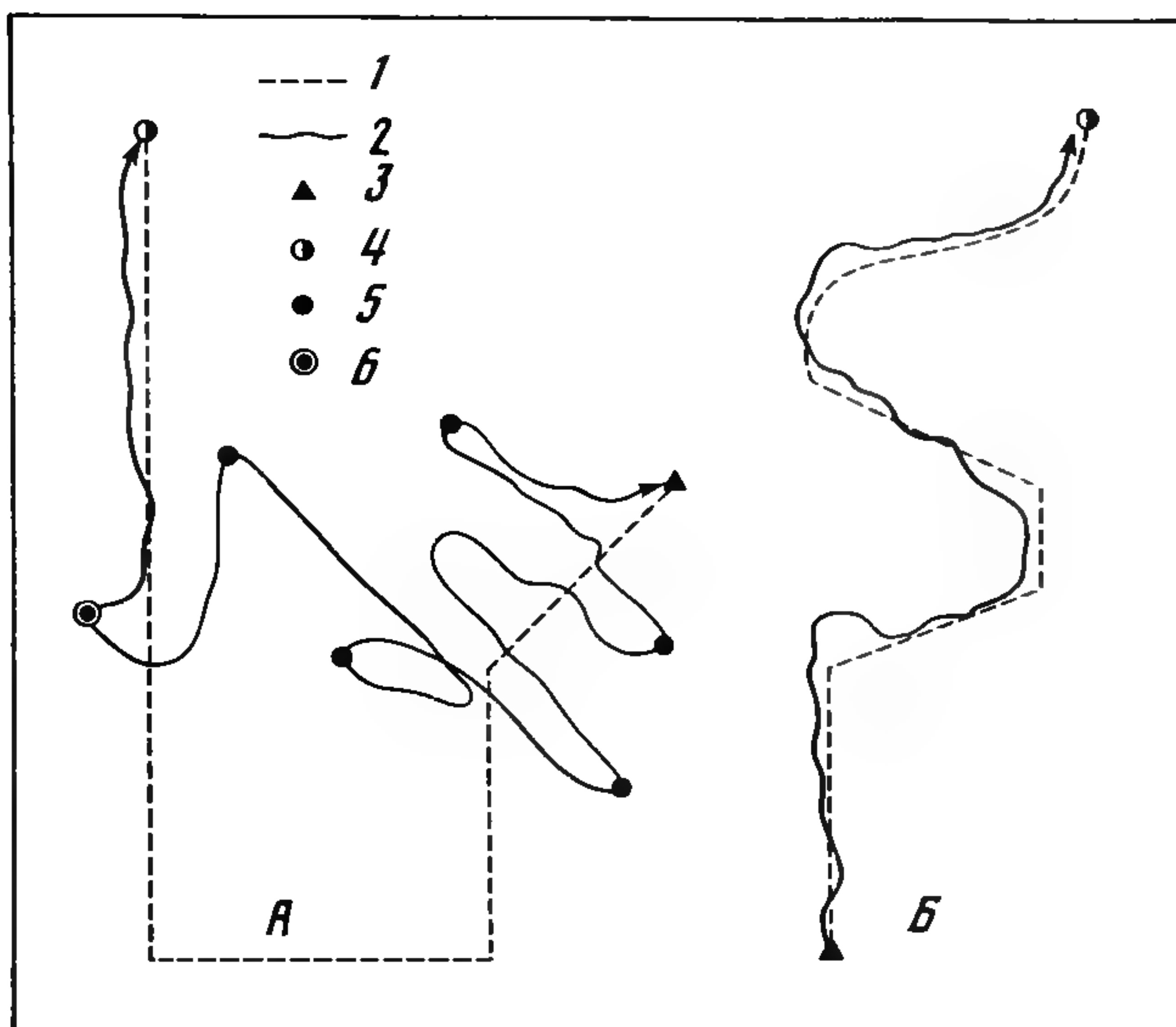


Рис. 1

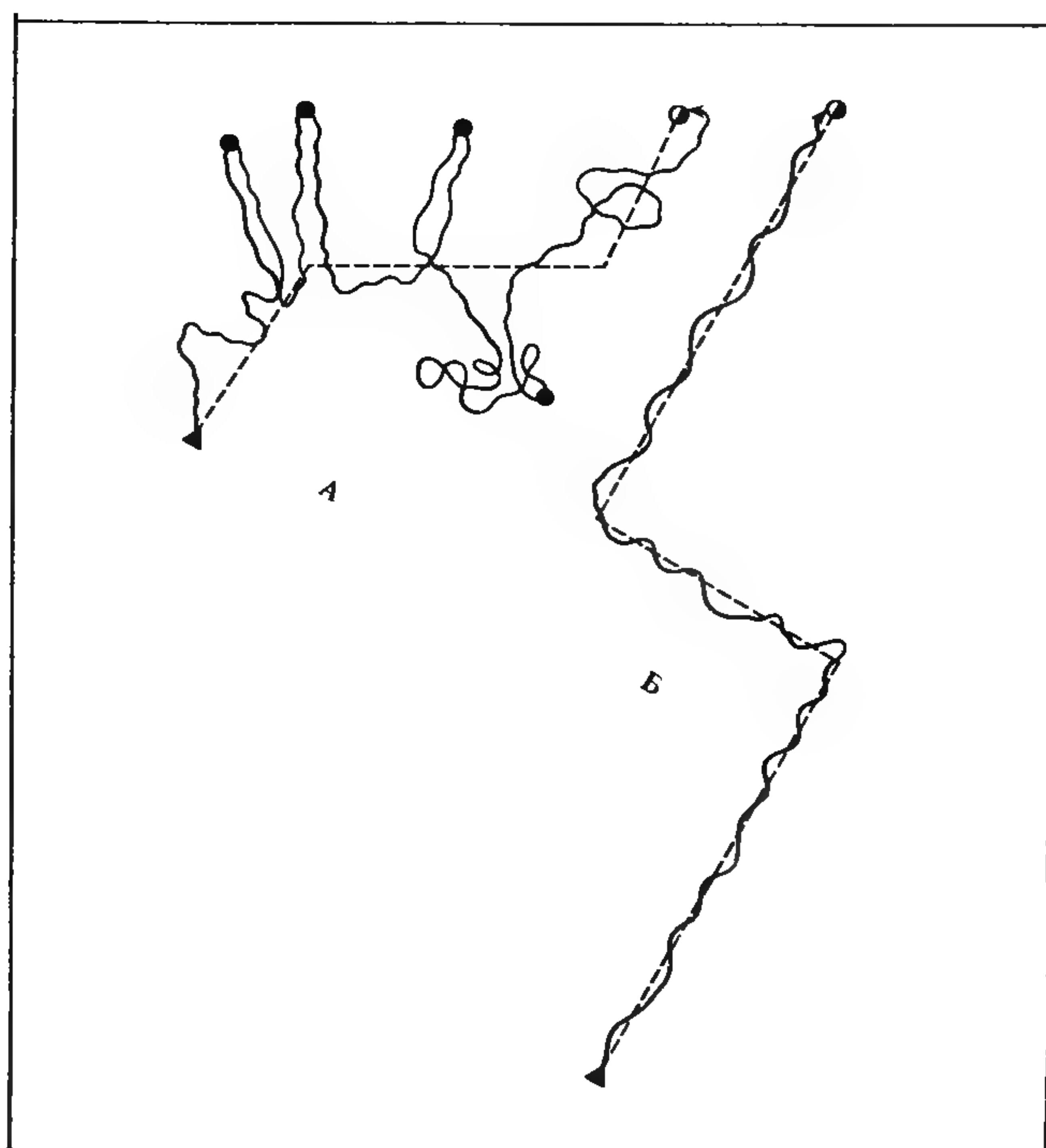


Рис. 2

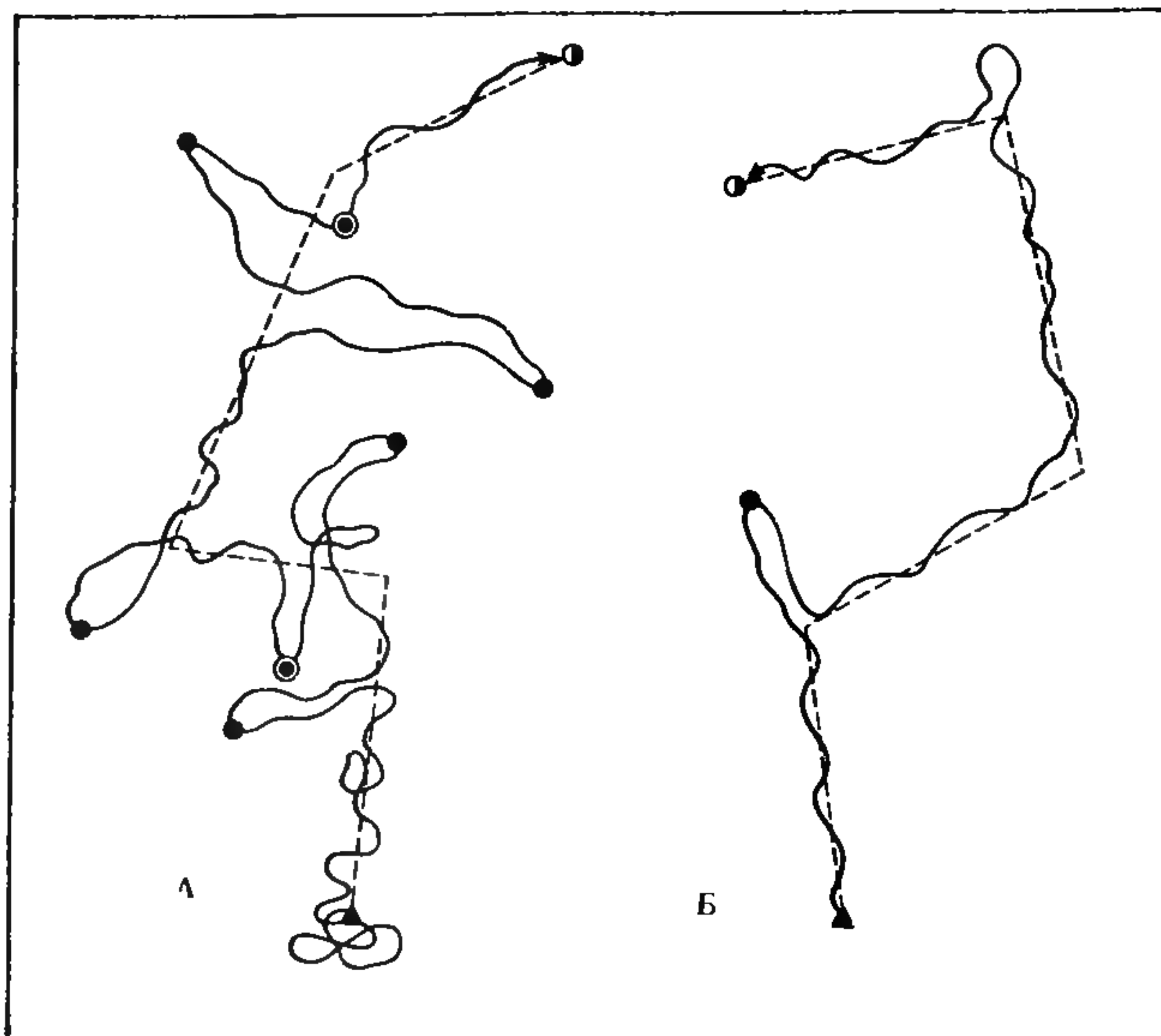


Рис. 3. Собака Верден

А — 8.VII. Погода: ясно, ветер слабый. 20 ч 55 м проложен "слепой" след по траве длиной 300 м; 21 ч 35 м пущена с исходной точки — собака практически почти не шла по следу. Б — 8.VII. Погода: ясно, ветер слабый. 22 ч 00 м. дан фенамин (0,015 г). 22 ч 37 м проложен "слепой" след длиной 300 м; 23 ч 12 м пущена с исходной точки — собака работала активнее и меньше отклонялась от следа, два угла проработала самостоятельно

Рис. 1. Собака Дик

А — работа по следу до дачи фенамина. 29.IX. Погода: ясно, ветер слабый, температура 14–15°. 16 ч 06 м проложен след по травянистой поверхности длиной 500–600 м (след "слепой" — направление такого следа проводнику неизвестно, и собака должна прорабатывать его самостоятельно); 17 ч 07 м пущена с исходной точки — вначале пошла правильно, но через 6–7 м сбилась и больше не могла отыскать след. Б — работа по следу после дачи фенамина. 19.X. Погода: облачно, температура 7–8°. Ветер слабый. 9 ч 55 м дан фенамин (0,01 г); 12 ч 55 м проложен след по травянистой поверхности длиной 400 м (след "слепой"); 13 ч 55 м пущена с исходной точки — шла по следу правильно на всем протяжении. 1 — линия следа; 2 — путь собаки; 3 — начальная точка; 4 — конечная точка (местонахождение помощника); 5 — место, с которого контролирующий возвратил собаку на след; 6 — проводнику собаки указано направление следа

Рис. 2. Собака Бой

А — 19.VI. Погода: ясно, ветер слабый, температура 14–16°. 21 ч 40 м проложен "слепой" след длиной 350 м по влажной траве; 22 ч 15 м пущена с исходной точки — часто сбивалась и практически след не проработала. Б — 7.VII. Погода: ясно, ветер слабый, температура 16°. 20 ч 30 м дан фенамин (0,015 г); 21 ч 15 м проложен "слепой" след в поле по влажной траве длиной 600 м; 21 ч 50 м пущена с исходной точки — активно и правильно проработала след. Условные обозначения те же, что и на рис. 1

Таблица 2. Влияние фенамина на качество выборки

Кличка собаки	Доза фенамина, г	Изменение качества выполнения выборки	Кличка собаки	Доза фенамина, г	Изменение качества выполнения выборки
Джек IV	0,015	++	Джек	0,01	++
»	0,015	+	Пальма	0,015	++
Дон	0,01	++	Дозор	0,015	+
»	0,01	++	Альфа	0,015	++
Дик	0,01	++	Альтон	0,015	++
»	0,01	—	Пират	0,015	+
Джек II	0,015	++	Арно	0,015	+
»	0,01	++			

Примечание. ++ значительное улучшение качества выполнения выборки; + незначительное улучшение качества выборки; — ухудшение качества выполнения выборки.

след. Следы по своей сложности соответствовали степени подготовленности собаки на данном этапе ее дрессировки и прокладывались в сходных условиях.

В большинстве случаев (в 48 из 65) фенамин заметно улучшал качество "следовой" работы собак, причем в 33 случаях положительные изменения имели резко выраженный характер. Ухудшение следовой работы после введения фенамина наблюдалось лишь в трех опытах. Для собак Дик III и Рой разовая доза фенамина 0,015 г оказалась слишком большой, так как уменьшение ее до 0,01 г дало положительный эффект. У собаки Дик II введение фенамина в течение трех дней подряд неблагоприятно отразилось на следовой работе. Под влиянием фенамина собаки гораздо меньше сбивались со следа, а когда отклонялись, то легко вновь отыскивали его.

С целью выяснения влияния фенамина на качество работы собак в реальных условиях розыскной службы был проведен ряд опытов на рабочих розыскных собаках. В этих случаях фенамин также оказывал положительное действие на следовую работу собак (см. рис. 1–3).

Повторная дача фенамина на другой день или через несколько дней в большинстве случаев сохраняла положительное действие. Однако в отдельных случаях отмечалось неблагоприятное действие фенамина при его введении в течение нескольких дней подряд. Двум собакам (Берма и Ижма) в течение 14 дней ежедневно или иногда с перерывами в 1–2 дня вводились различные дозы фенамина (от 0,015 до 0,050 г) и определялась острота обоняния и активность поиска до и после дачи фенамина. Первая собака получила с 4 по 17. VII 0,140 г, а вторая — с 6 по 15. VII 0,160 г. фенамина. Положительное действие на все показатели у этих собак оказывали дозы 0,015–0,030 г; доза 0,050 г приводила к сильному

возбуждению и хаотической работе. При ежедневном введении фенамина его положительное действие на обоняние начинало теряться, хотя видимых изменений в общем состоянии и поведении собак не наблюдалось.

Оптимальная разовая доза фенамина оказалась для разных собак в пределах 0,01–0,02 г. Возраст в пределах 1–7 лет и пол не имели определяющего значения для величин оптимальной дозы фенамина, но тип высшей нервной деятельности при этом играл определенную роль. Так, у собак с признаками слабости нервной системы (периодические отказы при следовой работе (Дик III, Рой), боязнь выстрелов (Дик III)) средняя доза фенамина – 0,015 г оказалась чрезмерной.

Введение фенамина собакам (Индус, Байкал), плохо или недостаточно выдрессированным по розыскной службе, не приводило к существенному улучшению их следовой работы и, следовательно, не могло компенсировать недостаточность их дрессировки и тренировки.

На нескольких собаках выяснилось влияние фенамина на качество выполнения выборки¹. Фенамин давался собакам за 40–50 мин до испытания. Фенамин заметно улучшал качество выполнения собакой важного приема розыскной службы – выборки (см. табл. 2).

ВЫВОДЫ

1. Фенамин в оптимальных дозах (0,01–0,02 г) повышает остроту обоняния и активность поисковой работы у собак. Он заметно улучшает также качество выполнения основных приемов розыскной службы (следовой работы и выборки) у дрессируемых и рабочих собак.

2. Действие фенамина начинается через 30–40 мин после приема и продолжается в течение нескольких часов.

3. При длительном ежедневном введении фенамина наблюдается неблагоприятное его действие, выражающееся в понижении остроты обоняния и ухудшения поисковой работы.

4. Введение смеси фенамина с кофеином в большинстве случаев более повышает остроту обоняния, чем введение одного фенамина.

5. Применение смеси фенамина с бромом вызывает уравнивание процессов возбуждения и торможения и улучшение дифференцировки, особенно у возбудимых собак.

6. Полученные данные показывают, что применение фенамина является важным подсобным средством для улучшения качества работы розыскных собак.

¹Выборка — один из специальных приемов розыскной службы, состоящий в том, что собака, обнюхав вещь человека (или его след), отыскивает ("выбирает") этого человека из группы людей.

НАСЛЕДУЮТСЯ ЛИ УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ?*

Вопрос о наследовании условных рефлексов — индивидуальных приспособительных реакций организма, осуществляющихся посредством нервной системы, — частный случай идеи о наследовании любых приобретенных признаков организма. Эта идея — некогда предмет ожесточенных дискуссий — ныне окончательно отвергнута. Все опыты, которые проводились для доказательства наследования приобретенных признаков, при проведении правильно поставленных экспериментов не подтвердились.

В книге Мюнтцинга дан обзор достижений генетики и приведена четкая характеристика этого вопроса: "Простейшая теория видообразования связывает возникновение видов с божественными актами творения. Следующее место по простоте занимает идея о том, что изменения в среде непосредственно вызывают изменения организмов, приводя, таким образом, к возникновению новых видов" (Мюнтцинг, 1967. С. 473).

Современной наукой накоплено бесчисленное количество доказательств того, что, несмотря на огромную индивидуальную приспособительную изменчивость организма, эволюция тем не менее идет в результате отбора мутаций и рекомбинаций генов.

Однако эти достижения современной генетики до сих пор совершенно игнорируются некоторыми исследователями. С сожалением надо отметить, что среди ряда физиологов еще распространены наивные взгляды на вопросы видообразования, давно отброшенные генетиками-эволюционистами.

Так, в недавно вышедшей брошюре К.В. Судакова "Тайны инстинкта" в категорической форме утверждается существование наследственной передачи условных рефлексов и перехода условных рефлексов в безусловные. Не удивительно, что такое более чем пренебрежительное отношение к достижениям современной науки вызывает протест читателей.

Одним из поводов для распространения среди физиологов представлений о наследовании условных рефлексов могли послужить некоторые высказывания И.П. Павлова по этому вопросу, отвергнутые позднее им же самим в широкой прессе.

В 1913 г. в очень осторожной форме И.П. Павлов писал: "Можно принимать, что некоторые из условных вновь образованных рефлексов позднее наследственностью превращаются в безусловные". К тому же периоду относятся его более определенные высказывания по этому же вопросу: "Передаются ли условные рефлексы по наследству? Точных доказательств этому нет, до этого наука еще не дошла. Но надо думать, что при длительном периоде развития прочно выработанные рефлексы могут становиться врожденными"¹.

Дальше эти идеи И.П. Павлова развивались следующим образом. В на-

*Природа. 1968. № 1. С. 120—123.

¹Павлов И.П. Полн. собр. соч. 1952. Т. 5, С. 85.

чале 20-х годов он поручил своему сотруднику Н.П. Студенцову изучить наследование условных рефлексов у мышей. Студенцов на основании предварительно проведенных опытов пришел к выводу, что при выработке условных рефлексов от поколения к поколению происходит ускорение их образования. Об этих опытах Н.П. Студенцова И.П. Павлов рассказал крупнейшим генетикам того времени Н.К. Кольцову и Т.Г. Моргану, которые объяснили И.П. Павлову невероятность результатов, полученных Студенцовым.

И.П. Павлов предпринял проверку этих опытов — они не подтвердились. В связи с этим великий ученый опубликовал свое отношение к этому вопросу в письме, напечатанном в "Правде" (13 мая 1927 г. № 106): "Первоначальные опыты с наследственной передачей условных рефлексов у белых мышей при улучшении методики и при более строгом контроле до сих пор не подтверждаются, так что я не должен причисляться к авторам, стоящим за эту передачу".

В начале тридцатых годов И.П. Павлов создал первую в мире "Лабораторию экспериментальной генетики высшей нервной деятельности", перед зданием которой рядом с памятниками Декарту и Сеченову был поставлен памятник Грегору Менделю. Постоянным консультантом генетических исследований, проводившихся на собаках, И.П. Павлов пригласил выдающегося генетика-невропатолога С.Н. Давиденкова, консультировался он также и с Н.К. Кольцовым.

Через два года после смерти И.П. Павлова автор этих строк был приглашен Л.А. Орбели в качестве консультанта по генетико-физиологической работе, проводящейся на собаках в Колтушах. Мне пришлось принять участие в обработке первого этапа исследований, которые были начаты при жизни И.П. Павлова.

В рабочих тетрадях сотрудников, изучавших типы высшей нервной деятельности собак, постоянно встречались пометки, сделанные рукой И.П. Павлова. Вся работа велась в чисто генетическом плане: селекция с инбридингом на разные типологические особенности высшей нервной деятельности. Обработка первоначальных этапов исследований ясно показала эффективность селекции, ведущейся по отдельным особенностям высшей нервной деятельности.

Были ли в то время полностью забыты мыши и возможность передачи индивидуально приобретенных навыков? Нет, в маленькой лаборатории Е.А. Ганике и В.К. Федоровым конструировалась автоматическая система для возможности объективного изучения условных рефлексов у мышей. После смерти Е.А. Ганике его ученик В.К. Федоров продолжил изучение вопроса о наследовании индивидуально приобретенного опыта. На основании своих исследований он пришел к выводу, что скорость образования условных рефлексов у мышей не является достаточно тонким критерием для возможности ответа на вопрос о наследовании приобретенных особенностей высшей нервной деятельности (1953). "Этот факт", — писал он, — дает возможность понять, почему зарубежные биологи, работающие над проблемой наследования приобретенных признаков, получают, как правило, отрицательные результаты: основным кри-

терием в оценке высшей нервной деятельности животных они считают скорость выработки "навыков", т.е. тех же условных двигательных рефлексов. По-видимому, этот критерий не пригоден для решения данной проблемы" (С. 285).

Сам В.К. Федоров, как это видно из начала его статьи, признавал постулат о существовании "... неоспоримых данных, указывающих на то, что внешние факторы, вызывающие изменения у родительских особей, тем самым при определенных условиях вызывают изменения у потомков" (С. 276). На основании своих исследований он приходит к выводу (Федоров, 1956), что изменения в нервной системе родительских особей, вызванные функциональной тренировкой подвижности процессов возбуждения и торможения, в известной мере наследуются. Однако эти изменения могут быть обнаружены лишь при использовании более сложных и тонких испытаний, чем выработка обычных условных рефлексов.

Фактический материал, приведший В.К. Федорова к этому выводу, получен на 336 мышах четырех поколений, одна часть которых — потомки тренированных родителей, другая — контрольных особей. Обнаруженные различия между обеими группами мышей статистически достоверны. Какова дальнейшая судьба этого исследования?

В обзорной статье "Современное состояние генетики поведения" В.К. Федоров не упоминает об этих своих исследованиях на мышах, однако говорит о том, что крысы различных линий достоверно различаются по степени подвижности нервных процессов, причем эти различия сохраняются в ряде поколений. Кроме того, указывается, что сравнительным анализом уровня подвижности у родителей и их потомков установлено наследование данного свойства нервной системы. От родителей со средней подвижностью нервных процессов были получены потомки трех категорий (высокая, средняя и низкая подвижность нервных процессов), давшие основание В.К. Федорову говорить о "наблюдавшемся расщеплении 1:2:1".

Последующие исследования, выходящие из лаборатории В.К. Федорова, рассматривают наследование степени подвижности нервных систем у крыс с чисто генетических позиций. Сотрудник этой лаборатории В.И. Елкин (1967) говорит о гене, определяющем характер подвижности нервных процессов у крыс разных линий. Исследований по вопросу изучения наследования приобретенного опыта в лаборатории В.К. Федорова больше не проводится.

Поучительным примером служат результаты тщательной проверки широко известных опытов Мак-Дугала по изучению влияния обучения родителей на скорость образования условных рефлексов у потомков. История этого вопроса детально изложена Робинсоном.

Методика основных опытов Мак-Дугала заключалась в том, что крысы, помещенные в камеру, наполненную водой, обучались вылезать на одну из двух симметрично расположенных платформ. При вылезании из воды на освещенную платформу крыса получала удар электрическим током, что вынуждало ее влезать на затемненную платформу. Основными критериями обучаемости служило время образования условных рефлексов и

число ошибок, сделанных крысой в процессе обучения. Было изучено 46 поколений крыс. Для исключения возможности селекции на хорошую обучаемость была поставлена серия, в которой велась обратная селекция на плохую обучаемость.

Фактический материал опытов Мак-Дугала показал, что как скорость образования условных рефлексов, так и число делаемых крысой ошибок имеет ясно выраженную тенденцию к сильной флуктуации от поколения к поколению. Однако общей тенденцией является ускорение образования условных рефлексов от поколения к поколению. На основании своих опытов Мак-Дугал приходит к выводу о наследовании индивидуально приобретенного опыта.

Опыты Мак-Дугала были проверены известным генетиком Кру. Были применены все меры для исключения возможности неосознаваемого отбора. Как опытные, так и контрольные (необучавшиеся) линии велись путем строгого инбридинга. Была изучена обучаемость в 18 поколениях крыс. Фактический материал Кру показал наличие значительных отклонений в быстроте обучаемости как опытных, так и контрольных крыс. Однако никакого эффекта от обучения родителей на способность потомков к обучению он не обнаружил. Восемнадцатое поколение обеих групп крыс обладало сходной обучаемостью и не отличалось от крыс первой генерации. Тщательный генетический анализ различных особенностей поведения у изучавшихся крыс позволил Кру выявить два типа обучаемости: "быстрый" и "медленный". Оба эти типа поведения, как показал генетический анализ, детерминированы генотипически. Те флуктуации в обучаемости, которые наблюдаются среди изучавшихся поколений крыс, можно объяснить, согласно мнению Кру, изменением соотношения генотипических факторов, лежащих в основе обоих типов обучения.

Основное возражение, сделанное Мак-Дугалом Кру, состоит в том, что подопытные крысы этого исследователя получали меньшее число уроков, чем крысы Мак-Дугала. Для того чтобы приобретенный навык передавался по наследству, он должен, согласно его мнению, быть достаточно упроченным, чего не было в опытах Кру.

Опыты Мак-Дугала в течение 20 лет проверялись также Эгером и сотрудниками, методика экспериментов которых была максимально сближена с методикой Мак-Дугала. Все крысы, использованные для опытов, происходили от одной единственной пары крыс. Потомки этой пары были разделены на две группы, одни из которых явились предками обучающихся крыс, другие — контрольной группы. Опыты были проведены на 50 поколениях крыс. В обеих линиях продолжался инбридинг.

Результаты проведенных исследований показали, что по скорости обучения и числу делаемых ошибок в процессе выработки навыка как в опытной, так и в контрольной группе крыс произошли совершенно сходные изменения. Наблюдались параллельные отклонения в обоих параметрах обучаемости, причем имела тенденция к ускорению выработки изучаемого навыка и уменьшению числа делаемых ошибок. Если бы в экспериментах Эгера отсутствовала контрольная группа, были бы некоторые основания говорить о влиянии тренировки предков на быстроту

выработки условных рефлексов у потомков. Однако наличие контрольной группы крыс, в которой в течение 50 поколений инбредного разведения без всякой тренировки произошли совершенно идентичные изменения в формировании изучаемого навыка, делают такой вывод совершенно необоснованным.

Эгером и сотрудниками был проделан ряд тщательных исследований по сравнительно генетическому анализу опытной и контрольной линий на примере морфологических признаков (окраска и вес). Оказалось, что в течение 50 поколений инбридинга обе линии претерпели определенную дивергенцию (расхождение) своих генотипов. Это могло произойти за счет гетерозиготности исходной пары крыс или за счет мутационного процесса, оказавшего свое влияние в течение периода проведения эксперимента. Различие в генной структуре опытной и контрольной групп не имело плеiotропного действия на обучаемость.

Таким образом, изучение влияния обучения предков на обучаемость потомков, предпринятое Мак-Дугалом, не подтвердилось в исследованиях Кру и Эгера.

Проведенные исследования весьма поучительны. Они лишний раз продемонстрировали, что популяция, в которой приняты максимальные меры для исключения действия отбора, тем не менее претерпевает процессы изменения генотипа, что может служить источником ошибочных выводов о наследовании приобретенных признаков.

Необходимо остановиться еще на работе А.Б. Когана, изучавшего наследственное закрепление условных рефлексов у беспозвоночных животных. Методически эти опыты проводились следующим образом: подопытная группа дафний содержалась днем на свету в сосуде без корма, а на ночь пересаживалась в затемненный сосуд, в котором находился корм. Ежедневно производилось испытание дафний на свет и темноту. Эти испытания проводились в сосуде, одна половина которого была освещена, а другая затемнена. Из приведенного фактического материала видно, что процент новорожденных дафний, уходящих от света в темноту, от поколения к поколению резко увеличивается; если в первом поколении они составляли только 0,7%, то в 15 поколении – уже 85%.

А.Б. Коган указывает, что для устранения возможности действия отбора были приняты меры, которые сводились к тому, что учитывалась реакция всех находящихся под опытом особей. На основании проведенных опытов делается вывод, что "закрепляющийся на протяжении ряда поколений условный рефлекс стал врожденным, безусловным" (Коган, Семеновых, 1955).

Не сомневаясь в факте, полученном А.Б. Коганом, тем не менее с позиций современной науки никак нельзя согласиться с толкованием, которое дается авторами. Точка зрения А.Б. Когана без достаточно полного рассмотрения современного состояния вопроса о наследовании условных рефлексов излагается и в его учебнике (Коган, 1959). Она может служить источником заблуждения молодых поколений физиологов в вопросе, отвергнутом наукой.

Ошибочное представление о прямом наследственном закреплении

ненаследственной приспособительной реакции (модификация) организма особенно легко может создаваться при рассмотрении поведенческих актов.

Условные рефлексы, являющиеся замечательным модификационным приспособлением поведения животных к эффекту действия внешних раздражителей, могут создать ложное представление об исключительной роли внешних факторов в их формировании. Однако это далеко не так. Сама способность к формированию условных рефлексов (скорость, прочность и т.д.) находится под ясным контролем генотипа (Fuller, Thompson, 1960; Крушинский, 1966). Поэтому возможность замены ненаследственной изменчивости наследственной под влиянием отбора во всей полноте приложима к поведению.

Эта проблема была в четкой форме поднята и сформулирована еще в конце прошлого столетия известным зоопсихологом Л.Морганом (1899) на примере поведенческих реакций. Затем в более общей форме она была детально изучена В.С. Кирпичниковым (1940), Е.И. Лукиным (1940), И.И. Шмальгаузен (1946) и др.

Это направление эволюционно-генетических исследований, в котором разбирается и вопрос о так называемом "наследственном закреплении" условных рефлексов (Крушинский, 1944), совершенно не принимается во внимание теми физиологами, которые делают попытки экспериментального доказательства наследования условных рефлексов или результата упражнения нервных клеток.

Совершенно очевидно, что в указанной выше работе А.Б. Когана, изучавшего групповое поведение дафний, не могли учитываться ни индивидуальная выживаемость, ни индивидуальный темп их размножения в зависимости от скорости выработки условных рефлексов отдельных особей на темноту. А наличие индивидуальных различий в адаптивном приспособлении к необычным условиям питания (в темноте) должно, несомненно, отражаться как на выживаемости, так и на темпе размножения. Это неминуемо поведет к селекции. Роль селекции при модификационной изменчивости (а выработка условного рефлекса на темноту является модификационным приспособлением) прекрасно изучена Г.Ф. Гаузе в серии весьма тщательно проведенных экспериментов на беспозвоночных животных.

Большинство сторонников идеи о превращении условных рефлексов в безусловные путем прямой передачи индивидуально приобретенных навыков выдвигает в качестве одного из основных условий для этого необходимость очень большого числа поколений (Коган) и даже геологических эпох (Фролов). Это представление, уводящее от возможности экспериментальной проверки идеи о наследовании индивидуально приобретенных навыков, нам кажется недостаточно серьезным.

В настоящее время прекрасно изучен тот путь, который дает возможность любой популяции животных быстро перестроить как свою морфологию, так и свою функциональную реактивность в соответствии с постоянно изменяющимися условиями внешней среды. Этот путь — отбор генотипов, наиболее соответствующих наступившим изменениям среды.

Если какая-нибудь модификация (как ненаследственное приспособление организма к действию внешнего фактора) сохраняется в течение ряда поколений, она будет иметь тенденцию к замещению сходным с нею наследственно обусловленным признаком.

Таким образом, только в самом генетическом аппарате заложен тот механизм, который дает возможность перестройки путем отбора генотипического состава популяции в соответствии с изменениями среды ее обитания. Эта перестройка генотипа популяции под влиянием естественного отбора, совершающаяся на фоне возникших ненаследственных приспособительных реакций к изменившимся условиям среды, может создать иллюзию наследования приобретенных признаков, о которых в современной эволюционно-генетической литературе упоминается только как об анахронизме, представляющем лишь исторический интерес.

Поэтому всякие поиски прямой передачи условных рефлексов по наследству и перехода их в безусловные рефлексy явно будут находиться в полном противоречии с тем колоссальным материалом, который накоплен наукой.

НЕКОТОРЫЕ ЭТАПЫ ИНТЕГРАЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ*

Крупнейшим событием в изучении физиологии нервной системы за последние десятилетия явились установленные Павловым и его школой закономерности высшей нервной деятельности, лежащие в основе поведения человека и животных. Основным объектом, единицей исследования являлся при этом рефлекс. Изучение высшей нервной деятельности, проведенное Павловым, с неоспоримой убедительностью доказало идею Сеченова, что деятельность головного мозга в самых сложных своих проявлениях осуществляется по рефлекторному принципу. Основной акцент в исследованиях Павлова сделан, однако, не на изучении закономерностей поведения, а на изучении закономерностей механизма рефлекторной деятельности, лежащей в основе поведения.

Изучение закономерностей высшей нервной деятельности с ее элементарной единицей — рефлексом требовало специальных условий эксперимента. Основным требованием такого эксперимента являлось создание условий, в которых наиболее четко выступала бы рефлекторная деятельность нервной системы. Выбранный Павловым и использованный в качестве объекта исследования закономерностей высшей нервной деятельности слюнный рефлекс привел к необходимости исключения всего многообразия поведения животного. Последнее достигалось помещением животного в такие условия, в которых на него действовало минимальное количество внешних раздражителей и все многообразие его поведения

*Успехи соврем. биологии. 1948. Т. 26, № 2(5). С. 737–754.

угашалось. Основным функциональным индикатором разыгрывающихся процессов нервной деятельности явился слюнный рефлекс. Открытые закономерности высшей нервной деятельности блестяще проиллюстрировали эффективность павловского метода. Установив основные закономерности высшей нервной деятельности, Павлов показал, что в основе сложных актов поведения животных (например, сторожевого акта поведения собак) лежат те же закономерности, которые были обнаружены при изучении слюнного рефлекса. Этим было показано, что открытые и изученные при помощи слюнного рефлекса закономерности высшей нервной деятельности являются универсальным механизмом нервной деятельности, лежащим в основе актов поведения.

Согласно схеме, предложенной Павловым, поведение животных складывается из безусловных рефлексов, сочетание которых дает сложное безусловно-рефлекторное поведение, и условных рефлексов. Такое строгое разделение рефлекторной деятельности на врожденную и индивидуально приобретенную было тем шагом, без которого невозможно изучение высшей нервной деятельности. Пищевой, половой, оборонительный, ориентировочный, материнский и некоторые другие рефлексы являются, согласно положению павловской школы, той врожденной основой, на которой строится все дальнейшее поведение. Это четкое выделение группы врожденных рефлексов было совершенно необходимым и оправданным при изучении закономерностей рефлекторной деятельности. Однако, когда мы переходим от изучения закономерностей рефлекторной деятельности нервной системы к изучению закономерностей поведения, там оказывается невозможным проводить такое четкое разделение актов поведения на условные и безусловные. Акты поведения оказываются в большинстве случаев результатом сложной интеграции условных и безусловных рефлексов, которые переплетаются в единый, целостный акт поведения. Последнее становится очевидным, как только исследователь переходит от изучения животного в камере и станке к более сложным условиям экспериментирования.

Когда собака, стоящая в станке, отдергивает лапу при ударе индукционным током, — это акт поведения, в основе которого лежит безусловный оборонительный рефлекс. Когда собака отдергивает лапу при вспышке лампочки, сочетавшемся с ударом электрического тока, — это акт поведения, в основе которого лежит условный оборонительный рефлекс. Однако, когда собака, происходящая от трусливых родителей или воспитанная в изолированных условиях, начинает проявлять пассивно-оборонительную реакцию (трусость) по отношению к незнакомому человеку — убегает, прячется или распластывается на земле, — перед нами более сложное поведение, чем вышеописанные акты деятельности, в основе которых лежат условные и безусловные рефлексы. Помещение этого поведения в рубрику "условных" или "безусловных" рефлексов не является столь простым делом, как в предыдущих случаях.

Основное затруднение сводится к следующему.

Изучая различные акты поведения собак, мы нашли, что сходное по конечному выражению поведение может обуславливаться различными

причинами. В одних случаях определенный акт поведения формируется в результате индивидуального опыта животного; в других он может формироваться под ведущим влиянием врожденных факторов.

В большинстве случаев формирование отдельных актов поведения происходит в результате теснейшего переплетения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов, не дающего возможности отнести их ни к группе условных, ни к группе безусловных рефлексов. Последнее ясно выступило при проведенном нами анализе путей формирования различных актов поведения у собак.

Пассивно-оборонительная реакция (трусость) у собак может возникать, как это было показано в опытах Выржиковского и Майорова (1933), в результате изолированного воспитания щенят. Щенки, воспитанные в изолированных условиях от всего многообразия внешнего мира, вырастая, оказывались трусливыми собаками. Однако не только внешние условия, но и наследственная основа оказывает влияние при формировании пассивно-оборонительной реакции. Проведенные нами исследования (Крушинский, 1938, 1944, 1946) показали, что при скрещивании трусливых особей между собой подавляющее большинство потомков оказывается с пассивно-оборонительной реакцией. От скрещивания трусливых особей с нетрусливыми потомки оказываются как с пассивно-оборонительной реакцией, так и без нее. Потомки от нетрусливых особей в подавляющем большинстве оказываются нетрусливыми.

Казалось, что существуют два типа пассивно-оборонительной реакции у собак: врожденный и индивидуально приобретенный. Однако дальнейшие исследования (Крушинский, 1946) показали, что едва ли можно говорить о параллелизме возникновения пассивно-оборонительной реакции у собак под влиянием врожденных и индивидуально приобретенных факторов.

Проведенные исследования показали, что пассивно-оборонительная реакция у собак, возникающая на наследственной основе, находится в теснейшей зависимости от изолированных условий воспитания щенят. Так, у собак различных пород, воспитанных в условиях изоляции, пассивно-оборонительная реакция проявляется с различной частотой и степень ее выражения различна.

Немецкие овчарки, воспитанные в условиях питомников (частичная изоляция), оказываются в подавляющем большинстве (87,5%) трусливыми. Степень их пассивно-оборонительной реакции чрезвычайно резко выражена. Эрдельтерьеры, воспитанные в тех же условиях, оказываются в гораздо меньшем проценте случаев трусливыми (41,5%); степень их пассивно-оборонительной реакции значительно менее резко выражена, чем у немецких овчарок.

Строго изолированные условия воспитания щенят, подобные тем, какие были в опытах Выржиковского и Майорова, могут вызывать, как показали наши исследования, резкое выражение пассивно-оборонительной реакции только у собак с определенной наследственностью. Несмотря на строго изолированные условия воспитания пяти щенят доберман-пинчеров (порода собак, среди которой особи с пассивно-оборонительной

реакцией почти не встречаются), у них пассивно-оборонительная реакция проявилась в весьма незначительной степени.

Эти данные указывают, что формирование пассивно-оборонительной реакции происходит по взаимодействующей влиянию врожденных и внешних условий развития.

Анализ формирования активно-оборонительной реакции (злобности, агрессивности) у собак показал большую роль генотипа (Крушинский, 1938, 1946). При скрещивании собак с активно-оборонительной реакцией между собой потомки оказываются в подавляющем большинстве случаев также злобными.

Потомки, полученные от скрещивания злобных собак с незлобными, оказываются как с активно-оборонительной реакцией, так и без нее. От скрещивания незлобных собак между собой все потомки в собранном нами материале оказались без активно-оборонительных реакций.

Но не только наследственность имеет значение в формировании данной реакции поведения собак. Несомненно, велика роль и внешних условий.

Проведенные нами исследования (Крушинский, 1946) показали, что изолированные условия воспитания щенят приводят к ослаблению имеющейся у них активно-оборонительной реакции. Для того чтобы последняя имела свое полное выражение, необходимо, чтобы собака имела возможность встречи с объектом нападения, тренировала бы свою реакцию агрессии.

Сходную же зависимость между влиянием наследственных и внешних факторов нам удалось обнаружить при анализе аппортировочного поведения собак.

При соответствующем обучении у собак можно выработать индивидуально приобретенный навык схватывать и подносить брошенный или где-нибудь оставленный предмет. Этому поведению могут быть обучены все собаки.

Однако при обучении данному акту поведения, несомненно, велика роль специфических врожденных факторов.

Проведенные нами исследования (Крушинский, 1944) показали, что обучение 14 собак специальному приему аппортировки происходило по-разному у отдельных особей. В то время как одни собаки обучались аппортировке очень легко (для этого требовалось 10–12 занятий), другие особи не могли быть обучены этому в течение 50 занятий. Эти данные иллюстрируют большую изменчивость в быстроте выработки навыка.

На основании многолетних наблюдений большого числа собак в различных питомниках мы убедились, что встречаются особи, имеющие стремление без всякого предварительного обучения носить в зубах различные предметы. Поведение таких собак весьма характерно. Постоянно они держат в зубах какой-нибудь предмет. Предметы эти могут быть весьма разнообразны, начиная от соломины или стружки и кончая большими камнями или бачками для кормления собак. Поставленные скрещивания показали, что данная склонность к аппортировке, несомненно, наследуется.

Сравнительное изучение быстроты обучаемости собак, обладающих склонностью к аппортировке, с таковыми, не обладающими ею, показало, что собаки, обладающие данной склонностью, чрезвычайно быстро обучаются специфическими приемами дрессировки, связанными с аппортировкой, по сравнению с собаками, не обладающими этой особенностью поведения. В то же время условные рефлексы, не связанные с аппортировкой, вырабатываются у них с такой же быстротой, как и у нормальных собак.

Эти данные иллюстрируют, что аппортировочный акт поведения формируется в результате теснейшего взаимодействия между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами поведения. При этом в одних случаях это поведение может формироваться то под ведущим влиянием врожденных, то индивидуально приобретенных факторов.

Проведенный анализ формирования изученных актов поведения собак иллюстрирует, что каждый из них может обуславливаться различным сочетанием врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения.

С одной стороны, каждый из них может формироваться под ведущим влиянием индивидуально приобретенного опыта. С другой стороны, совершенно сходное поведение может возникнуть под ведущим влиянием наследственности. Между этими крайними путями становления данных актов поведения находится непрерывный ряд переходов, в которых поведение формируется в результате теснейшего переплетения различных соотношений между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами поведения.

Это указывает на то, что пути формирования одних и тех же актов поведения могут слагаться из совершенно различных соотношений индивидуально приобретенных и врожденных компонентов. Между актами поведения, формирующимися под ведущим влиянием врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения, находится непрерывный ряд переходных ступеней с различным соотношением врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов, не дающих возможности провести демаркационную линию между теми и другими.

Мы полагаем, что на основании сказанного выше могут быть сделаны следующие выводы.

1. Одни и те же акты поведения животных могут формироваться при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не оказывается при этом строго детерминированным.

2. Основные единицы высшей нервной деятельности — условные и безусловные рефлексы — оказываются недостаточными для характеристики актов поведения животных.

3. Акты поведения, которые могут формироваться при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, имеющих в то же время сходное внешнее выражение, должны быть обозначены каким-то иным термином, чем условными или безусловными рефлексами. Мы называем их *унитарными реакциями поведения* (Крушинский, 1946).

Под последними мы понимаем единые, целостные акты поведения,

в которых объединены, интегрированы условные и безусловные рефлексы.

Введением понятия унитарной¹ реакции поведения вся гамма сходных в своем выражении актов деятельности животных, каждый из которых формируется при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, охватывается общим термином. Этим самым устраняется затруднение в классификации того уровня поведения, о котором мы говорим в терминах "условный" или "безусловный" рефлекс, оказывающихся недостаточными при этом.

Сказанное относится к формированию реакций поведения в онтогенезе животного. Пути его могут быть различны у разных особей. Но не только формирование, но и осуществление одной и той же реакции поведения у одной и той же особи происходит столь же различно.

Собака с наличием пассивно-оборонительной реакции, скрывающаяся от человека, хотя и выполняет данное действие по-разному, в зависимости от тех условий, в которых она находится (она может убежать, уплыть, забиться в угол и т.д.), тем не менее имеет характерный шаблон конечного исполнения данной реакции, строго направленный на то, чтобы скрыться от испугавшего ее объекта.

Собака с наличием активно-оборонительной реакции, бросающаяся на незнакомого человека, выполняет данное действие различно, сообразно с многими причинами, и имеет определенный шаблон конечного исполнения, направленный к тому, чтобы укусить объект нападения.

Собака, приносящая поноску или убитую дичь своему хозяину, хотя и выполняет данный акт поведения различно в зависимости от ряда условий, ее поведение имеет конечный шаблон — подноска предмета к своему хозяину.

Во всех этих случаях перед нами единое, целостное поведение животного, направленное на достижение определенного приспособительного результата.

Таким образом, следующей характерной чертой унитарной реакции поведения является ее направленность на выполнение одиночного акта поведения, имеющего разные пути своего осуществления и в то же время определенный шаблон своего конечного исполнения.

Основное отличие унитарных реакций поведения от рефлексов (как условных, так и безусловных) мы видим в следующем.

1. В то время как рефлекс — простейшая интегрированная функция нервной системы, унитарная реакция — простейшая интегрированная единица поведения.

2. В то время как условный рефлекс — временная нервная связь, а безусловный — постоянная, унитарная реакция представляет собой единый акт поведения, осуществляемый на основе теснейшего переплетения временных и постоянных связей нервной системы.

3. В то время как рефлекс выполняется шаблонно от самого начала и

¹Унитарный от лат. unitus — объединенный, единый.

до самого конца своего действия, унитарная реакция поведения характеризуется только конечным шаблоном своего исполнения.

4. В то время как рефлексy могут осуществляться без участия высших отделов нервной системы, унитарная реакция поведения, как мы полагаем, осуществляется только при их участии.

Кратко унитарную реакцию можно определить как *целостный акт поведения, формирующийся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не оказывается при этом строго детерминированным. Этот акт поведения направлен на выполнение одиoчного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон конечного исполнения.*

Унитарная реакция поведения конструируется из различных рефлексов, могущих иметь разное соотношение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Так, например, половую реакцию самца кролика удастся расчленить на более простые компоненты (Крушинский, 1947). При экстирпации всей эрегирующей ткани — пениса и уретры (мочевой пузырь подшивался прямо к коже живота) или их анестезии (при помощи новокаина) в поведении самца выпадает рефлекторный акт, приводящий непосредственно к спариванию. Такие самцы гонятся за самкой, делают на нее садку. Однако, вспрыгнув на самку, они не делают флуктуирующих движений, приводящих у нормальных самцов к спариванию. Реагирование на самку в виде акта поведения, направленного к тому, чтобы сделать на нее садку, сохранилось, рефлекторный акт, ведущий к самому спариванию, для которого необходимы, очевидно, периферические импульсы, посылаемые эрегирующей тканью пениса и уретры, выпал. Данная унитарная реакция поведения оказалась расчлененной на более простые компоненты. Несомненно, флуктуирующие движения должны иметь довольно простую безусловно рефлекторную природу. Что же касается садки на самку, то здесь, несомненно, большую роль играет условнорефлекторный компонент поведения. Последнее было ясно показано на быках Миловановым и Смирновым-Угрюмовым (1940).

Вопрос о соотношении индивидуально приобретенного и врожденного в формировании поведения неоднократно поднимается многими исследователями.

Наиболее четкое решение вопроса о соотношениях врожденного и индивидуально приобретенного для рефлекторного уровня нервной деятельности было установлено и сформулировано И.П. Павловым. Разделив рефлекторную деятельность животного на две принципиально различные группы — врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов, Павлов установил закономерности формирования последних. При сочетании во времени индифферентного раздражителя с раздражителем, вызывающим безусловный рефлекс, этот индифферентный раздражитель начинает вызывать такой же эффект, какой вызывается безусловным раздражителем; индифферентный раздражитель заменяет тот раздражитель, который вызывает врожденную рефлекторную реакцию.

Установление закономерности формирования условного рефлекса и

дальнейшее изучение при помощи условнорефлекторного метода динамических отношений основных физиологических процессов, лежащих в основе высшей нервной деятельности, проведенное павловской школой, не отвечают, однако, на вопрос о соотношении врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведения.

В последние годы жизни Павлов (1935), однако, указывал на необходимость такого изучения. По его инициативе Выржиковским и Майоровым и была предпринята работа по изучению влияния различных условий воспитания на формирование поведения собак.

Вопрос о соотношении врожденного и индивидуально приобретенного в поведении ставился многими авторами, изучавшими поведение. Мы имеем в виду вопрос изменчивости инстинктов в результате индивидуального опыта.

Этот вопрос был совершенно по-разному разрешен различными авторами.

Согласно мнению В.Вагнера (1913, 1925), К.Лоренца (Lorenz, 1935, 1937), инстинкты под влиянием индивидуального опыта не изменяются. Согласно мнению других авторов (Джеймс, 1902; Промптов, 1940, 1944, 1946; Васильев, 1941), инстинктивное поведение изменяется под влиянием индивидуального опыта. Инстинкты в течение индивидуальной жизни обрастают целым комплексом условных рефлексов: инстинктивное поведение у птиц есть взаимодействующая сложнейшего сочетания прирожденных и условнорефлекторных реакций (Промптов, 1944).

Современная американская школа зоопсихологов в лице Лешли (Lashley, 1938), Бича (Beach, 1937) и школы бихэвиористов значительно ограничивает значение врожденного, инстинктивного поведения. Это четко выразил глава школы бихэвиористов Уотсон. Бихэвиорист не находит больше данных, которые подтверждали бы существование наследственных специальных способностей.

Крайней точки зрения по вопросу о взаимодействии между врожденным и индивидуально приобретенным в поведении придерживается Куо (Куо, 1932). Изучив поведение эмбрионов (птиц и млекопитающих), этот исследователь приходит к выводу, что обучение имеет огромное значение в формировании таких актов поведения, которые начинают проявляться с первых моментов рождения животного. Это обучение происходит еще в эмбриональном периоде. На основании своих экспериментов автор приходит к выводу, что инстинктивные врожденные реакции вообще отсутствуют.

Одну из основных причин существующего разногласия в вопросе о взаимодействии врожденного и индивидуально приобретенного в формировании актов поведения животных мы видим в том, что различные авторы изучали различные комплексы актов поведения, которые мы называли унитарными реакциями поведения, формирующимися при весьма различном удельном весе врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Характеризуя различные унитарные реакции как инстинкты, они делали и различные выводы о значении индивидуально приобретенного опыта в формировании последних.

Понятие унитарной реакции поведения указывает на существование различного соотношения и удельного веса врожденных и индивидуально приобретенных компонентов при формировании не только различных актов поведения животных, но даже одних и тех же. Введение этого понятия может устранить указанное противоречие во взглядах различных авторов.

Формулируя понятие унитарной реакции поведения, мы даем общую схему взаимоотношения между врожденным и индивидуально приобретенным в поведении животных (конечно, только для уровня рассматриваемого нами поведения). Наследуются, согласно этой схеме, не те или другие акты поведения животных, а лишь те безусловнорефлекторные компоненты, на базе которых при взаимодействии с индивидуально приобретенными рефлексам строятся те или другие акты поведения.

Акты поведения не могут быть ни врожденными, ни индивидуально приобретенными; таковыми могут быть только рефлексy: акты поведения формируются в течение индивидуальной жизни животного в результате теснейшего переплетения условных и безусловных рефлексов. В школе Павлова неоднократно поднимался вопрос о необходимости специальной характеристики тех категорий поведения, которые не укладываются в понятие условных и безусловных рефлексов. Еще в 1911 г. Цитович описал акты поведения, которые чрезвычайно легко формируются под влиянием индивидуального опыта, и назвал их натуральными условными рефлексам. В более общей форме этот вопрос был поставлен Анохиным; Анохин и сотр. (1937) в его гипотезе о "целостной функциональной системе" — координированном объединении различных нервных компонентов для выполнения какой-либо специфической функции. Одной из характерных сторон целостной функциональной системы является интеграция врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Приведенные высказывания представителей павловской школы свидетельствуют о давно возникшей необходимости введения особых понятий для характеристики актов поведения, не сводящихся только к условным и безусловным рефлексам. Однако ни натуральные рефлексy, ни целостные функциональные системы не идентичны с понятием унитарных реакций поведения. Натуральные рефлексy представляют собой промежуточную ступень между условными и безусловными рефлексам: унитарные же реакции являются результатом их интеграции. Целостные функциональные системы представляют собой более широкое физиологическое понятие, чем охарактеризованные нами единицы поведения, имеющие более специфически "поведенческое" значение.

Сформулировав понятие унитарной реакции поведения, мы полагаем, что нам удалось охарактеризовать элементарную единицу поведения, формирующуюся в результате интеграции отдельных рефлексов — условных и безусловных.

Возникает вопрос о дальнейшей ступени интеграции — об объединении отдельных унитарных реакций в построении более сложных уровней поведения.

Проведенный анализ показал, что более сложное поведение животных может быть расчленено на отдельные унитарные реакции поведения.

Возможность такого расчленения видна в следующем: во-первых, при дезинтеграции нормального поведения животного такие акты, которые мы обозначаем как унитарные реакции, сохраняются как целостные элементы поведения. Они перестают только быть связанными друг с другом, выступая в то же время как отдельные автономные реакции.

Во-вторых, при нарушении нормального адаптированного поведения животного (это происходит, например, при гибридизации) последнее происходит путем выпадения или, наоборот, проявления отдельных целостных актов — унитарных реакций поведения. Последние как в том, так и в другом случае выступают как целостные акты поведения, которые объединяются в сложное поведение, отвечающее основным фазам жизни животного, — биологические формы поведения.

Рассмотрим сказанное на примерах.

Бич (Beach, 1937), производя небольшие повреждения коры мозга у крыс, установил, что весь комплекс "материнского поведения" у них не уничтожается в результате операции. Однако он распадается на отдельные акты поведения. Единая целостная материнская форма поведения распадается, оказывается дезинтегрированной на отдельные автономные, не связанные друг с другом акты поведения.

Распад целостного поведения с выпадением отдельных унитарных реакций наблюдается в половой форме поведения птиц при спаривании гибридных особей. Лоренц (Lorenz, 1935) описывает случай такого выпадения отдельных реакций у одних особей и их проявления у других. Так, например, кряковая утка, спарившаяся с метисным селезнем (кряковая × домашняя утка), в период гнездового поиска не сопровождалась в ее полетах этим селезнем. У него данная реакция отсутствовала. Его заменял в этом кряковый селезень, оказавшийся без утки. Однако каждый раз, совершая поисковый полет, утка возвращалась и ходила со своим метисным селезнем. В данном случае целостная половая форма поведения крякового селезня оказалась нарушенной у метиса (выпала реакция поискового полета). В то же время поисковый полет одиночной утки вызывал соответствующую реакцию у оставшегося без самки крякового селезня; половое поведение последнего проявлялось по отношению к утке только в виде одной реакции поискового полета.

Сходный пример приводится Лоренцом для гусей. Серая гусыня спарилась с американским гусаком. Однако во время насиживания около нее стоял "на страже" серый гусь, оказавшийся без самки. У американского гусака эта реакция отсутствовала. После вывода гусят она ходила сначала с американским гусаком, а затем, после исчезновения реакции заботы о потомстве у последнего, его опять заменил серый гусак, который стал заботиться о гусятах как о своих собственных.

В данном случае в половой форме поведения американского гусака выпали отдельные реакции, свойственные серым гусям. Однако самка без соответствующего партнера вызывала эти недостающие реакции американского гусака у гусака своего вида. Приведенные примеры иллюст-

рируют, что, во-первых, в половой форме поведения могут отсутствовать отдельные реакции и, во-вторых, что отдельные реакции могут проявляться независимо от всей половой формы поведения в целом.

Специально предпринятые нами эксперименты ясно показали возможность расчленения сложных биологических форм поведения на отдельные унитарные реакции поведения.

Оборонительная форма поведения у собак нередко выражается в своеобразной смене активно- и пассивно-оборонительных реакций. Собака бросается на незнакомого человека, но тут же поджимает хвост и отбегает, затем снова кидается на незнакомца, но обычно, не добежав до него, поворачивается и убегает и т.д. Возникает вопрос, что эта оборонительная многоактная форма поведения является чем-то целостным, нерасчлененным, или она может быть расчленена на отдельные унитарные реакции поведения?

Проведенный нами анализ (Крушинский, 1945) показал, что данное поведение собак формируется в результате сочетания активно- и пассивно-оборонительных реакций.

Во-первых, "злобно-трусливое" поведение собак наследуется не как нечто целое. Оно постоянно в своем наследовании "распадается" на активно- и пассивно-оборонительные реакции. При скрещивании "злобно-трусливых" собак между собой в потомстве, как правило, рождаются наряду с "злобно-трусливыми" особями собаки с одной активно- или пассивно-оборонительной реакцией. При скрещивании собак, обладающих активно-оборонительной реакцией, с трусливыми особями в потомстве оказывается, как правило, высокий процент "злобно-трусливых" собак.

Во-вторых, расчленение поведения "злобно-трусливых" собак на отдельные реакции нам удалось при помощи морфия. Морфий, инъецируемый в небольших дозах под кожу собаке, не оказывает влияния на пассивно-оборонительную реакцию, однако он приводит к ослаблению или полному угасанию активно-оборонительной реакции. Инъекция морфия "злобно-трусливым" собакам привела к исчезновению или значительному ослаблению в их поведении активно-оборонительного компонента поведения и сохранению пассивно-оборонительного. "Злобно-трусливые" собаки после инъекции морфия делаются просто трусливыми.

Таким образом, в своем проявлении сложное, многогранное поведение "злобно-трусливых" собак расчленимо на отдельные унитарные реакции — активно- и пассивно-оборонительные.

Мы считали возможным (Крушинский, 1946) выделить следующие наиболее общие биологические формы поведения у животных: 1) пищевую, 2) оборонительную, 3) половую, 4) форму поведения, связанную с заботой о потомстве (родительская форма поведения), 5) форму поведения потомства по отношению к своим родителям.

Данные биологические формы поведения являются наиболее общими. Первые четыре присущи всем позвоночным животным и, очевидно, многим беспозвоночным. Пятая форма поведения является более ограниченной по своему распространению.

У представителей различных систематических категорий, помимо перечисленных выше наиболее общих форм поведения, встречаются и другие специфические биологические формы поведения.

У многих позвоночных животных существует целый комплекс унитарных реакций, строящих игровую форму поведения.

У многих видов птиц существует совершенно специфическая форма поведения, построенная из целого комплекса разнообразных реакций, связанная с перелетом. Бобры обладают поведением, связанным со сложным комплексом унитарных реакций, — строительная форма поведения.

У собак встречаются различные формы охотничьего поведения.

В качестве неперемного компонента почти всех форм поведения входит ориентировочная реакция.

За последнее время к сходным представлениям о наличии сложных биологических реакций поведения пришли некоторые исследователи. Рожанский (1946, 1947) приходит к выводу о существовании ряда "биологических рефлексов", представляющих собой комплексы более простых рефлексов. Их отличие от биологических форм поведения заключается в том, что они связаны специфически с подкорково-стволовой частью мозга, т.е. являются сложными комплексами безусловных рефлексов. Биологические же формы поведения включают в себя наряду с врожденными рефлексами целые комплексы индивидуально приобретенных компонентов, которые входят в построение унитарных реакций поведения, тех элементов, из которых строятся биологические формы поведения. Промптов (1948) говорит о "биокомплексах активности" птиц (например, о пищевом биокомплексе активности), являющихся единой системой движений, адаптивная целостность которой не исчерпывается рефлекторным механизмом составляющих ее частей. При этом врожденные и индивидуально приобретенные рефлексы оказываются объединенными в единые координированные цепи актов поведения. Мы полагаем, что между нашими "биологическими формами" поведения и "биокомплексами активности" Промптова принципиальной разницы нет. На основании разного материала и метода анализа мы пришли с ним к сходному представлению об этом этапе интеграции поведения животных.

Термин "биологические формы поведения животных" нам представляется более подходящим, чем термин "биокомплексы активности", потому что ряд унитарных реакций, формирующих эти категории поведения, характеризуется не активностью, а, наоборот, полной пассивностью животного. Например, важнейшим компонентом, входящим в материнскую форму поведения птиц, является реакция, связанная с насиживанием яиц и характеризующаяся полной пассивностью животного.

Различные унитарные реакции, проявляющиеся в виде затаивания (при виде врага, при подкарауливании добычи), формирующие соответствующие биологические формы поведения, характеризуются своей пассивностью и т.д. Термин "биокомплекс активности" подчеркивает необходимость определенной активности животного, и такие акты поведения, как названные выше, как будто выпадают из характеризуемого этим термином круга явлений.

Согласно нашему представлению, биологическое значение того, что сложные формы поведения животных конструируются из отдельных реакций, заключается в следующем.

Биологические формы поведения, имеющие широкое значение для каждого вида животных, оказываются адаптированными ко всему многообразию конкретных условий, в которых они живут, не в целом, а посредством отдельных унитарных реакций. При помощи этого достигается возможность в случае изменений условий существования перестраивать не всю биологическую форму поведения в целом, а только ту ее часть, которая необходима для адаптации к новым конкретным условиям жизни. В противном случае каждое изменение условий существования приводило бы к необходимости переделки всей биологической формы поведения, что, несомненно, оказалось бы крайне биологически невыгодным. Дискретность биологических форм поведения имеет поэтому безусловную биологическую выгоду.

Однако биологическая форма поведения, конструируясь как результат интеграции отдельных унитарных реакций, не является простой суммой последних. Это видно из того, что сами унитарные реакции поведения проявляются в зависимости от той формы поведения, которая доминирует в данный момент в поведении животных.

Проиллюстрируем последнее примерами.

Бруль (Brüll, 1937), исследуя поведение хищных птиц (соколов, ястребов), показал, что их поведение зависит от той территории, на которой в данный момент находится птица. Поведение птицы на "территории гнезда" (район вокруг гнезда) резко отличается от ее поведения на "территории добычи" (район, где она охотится). В районе гнезда птица не охотится. Около гнезда ястребов кормятся и гнездятся птицы, которых они не трогают. Однако за этими же самыми птицами ястребы охотятся вне района гнезда.

Согласно нашему представлению, в районе гнезда у птицы доминирует материнская форма поведения и поэтому раздражители, вызывающие обычно реакции, связанные с пищевой формой поведения, не оказывают влияния на птицу.

Сходным образом на появление "врага" ястреб реагирует совершенно различно, в зависимости от того, на какой территории он находится.

Если враг оказывается на территории добычи, ястреб от него улетает; в том случае если он появляется на территории гнезда в период выкармливания птенцов, птица производит предостерегающий полет, а в некоторых случаях производит даже нападение. В данном случае один и тот же раздражитель вызывает у птицы пассивно- или активно-оборонительную реакцию, в зависимости от того, на фоне какой биологической формы поведения он действует.

При доминировании материнской формы поведения, которая проявляется в поведении птицы вблизи гнезда с птенцами, те же раздражители, которые вызывают обычно пассивно-оборонительную реакцию, приводят теперь к проявлению активно-оборонительной.

Приведенные примеры иллюстрируют высказанное положение, что

биологическая форма поведения, конструируясь как результат интеграции целого ряда унитарных реакций, обуславливает проявление или торможение последних.

Проявление биологической формы поведения связано, согласно нашему мнению, с появлением в центральной нервной системе определенного очага стойкого повышения возбудимости — доминанты, в том смысле, как ее понимал Ухтомский.

Рассматривая значение принципа доминанты, Ухтомский (1945) подчеркивал, что накапливающаяся длительная стационарная активность центров нервной системы, приводящая к снижению порогов возбудимости одних реакций и торможению других, является механизмом, обеспечивающим стабильность поведения животного соответственно основным биологическим фазам его жизни.

Биологическая форма поведения является внешним проявлением наличия определенного очага повышенной возбудимости в центральных отделах нервной системы, который приводит к возможности наиболее легкого возникновения одних унитарных реакций поведения и торможения других. Все эти унитарные реакции поведения, которые возникают на фоне такого очага возбудимости, конструируют соответствующую ему биологическую форму поведения. Однако сам очаг возбудимости обуславливает то, какие унитарные реакции могут проявиться в данный момент в поведении животного.

Обращаясь к причинам, лежащим в основе возникновения того или другого очага стойкого повышения возбудимости в центральной нервной системе, приводящего к проявлению определенной биологической формы поведения, необходимо указать на очевидную роль гуморальных факторов.

Так, например, половая форма поведения со всей совокупностью конструирующих ее унитарных реакций проявляется на фоне половых гормонов.

Пищевая форма поведения возникает в результате определенных гуморальных сдвигов в крови (голодной крови), несомненно создающих очаг стойкого повышения возбудимости в определенных отделах центральной нервной системы.

Материнская форма поведения как у птиц, так и у млекопитающих со всей совокупностью конструирующих ее унитарных реакций находится в зависимости от гормональных факторов (Cheni, 1927; Erhardt, 1929; Weisner, Sheard, 1933; Riddle, 1931, 1935; и др.).

Существенное значение в формировании птенцового поведения имеют, видимо, гормоны, на это настоятельно указывает Ю. Васильев (1941). Нарушение эндокринного баланса экстирпацией щитовидной железы приводит к длительному сохранению птенцового поведения.

Все эти данные с несомненностью указывают на то, что формирование биологических форм поведения осуществляется при теснейшем участии гормональных факторов.

В то же время едва ли возможно допустить, чтобы отдельные унитарные реакции формировались при участии специфических гормонов.

Только на фоне проявления биологических форм поведения гуморальные факторы оказывают свое влияние и на отдельные унитарные реакции поведения.

Таким образом, при конструкции биологических форм поведения из отдельных унитарных реакций происходит сложное взаимодействие части и целого. Отдельные унитарные реакции, конструируя биологическую форму поведения, находятся в то же время в своем проявлении в зависимости от последней. Все это дает нам право рассматривать биологические формы поведения не как суммы отдельных унитарных реакций, а как целостные, сложные уровни интеграции поведения.

Выделенные нами интегрированные уровни рефлекторной деятельности нервной системы и поведения животных облегчают рассмотрение некоторых сторон эволюции поведения.

Прежде всего остановимся на вопросе: почему унитарная реакция поведения, формируясь на основе различного, не строго детерминированного соотношения условных и безусловных рефлексов, может иметь в то же время сходное внешнее выражение и, варьируя в зависимости от условий, в которых она протекает, приводит к достижению одного и того же приспособительного результата.

Причину этого мы видим в естественном отборе, который привел в истории вида к формированию данных актов поведения.

Нам кажется бесспорным положение, что в борьбе за существование имеет значение не то, как выполняются тот или другой акт поведения, а то, что он дает в конечном счете для выживания той или другой особи.

Это является основной причиной того, что в эволюции сформировались в качестве элементов поведения реакции, направленные на исполнение определенных конкретных биологически полезных актов.

Являлись бы эти акты биологически полезными, если бы они имели строго детерминированный, твердо наследственно установленный шаблон своего выполнения от самого начала до самого конца? Безусловно, являлись бы. И с такими реакциями поведения мы широко встречаемся у низших представителей животного царства. Однако в условиях многообразной, постоянно меняющейся среды, очевидно, более полезны такие акты поведения, которые, имея конечный шаблон своего исполнения, протекают тем не менее не по строго определенным путям, а "с учетом" той обстановки, в которой находится животное. Последнее достигается в результате объединения в единой реакции не только безусловных, но также условных рефлексов, придающих "жизненную гибкость" унитарным реакциям поведения.

Животные получают возможность действовать в зависимости от тех конкретных условий, в которых они находятся. Теснейшее переплетение влияния внешних факторов и наследственных свойств организма, происходящее при формировании унитарных реакций поведения в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, обуславливает то, что они оказываются хорошо адаптированными единицами поведения, отвечающими как требованиям внешней среды, так и всему "историческому опыту" предшествующих поколений.

Общая тенденция унитарных реакций поведения в эволюции направлена к возможности достижения их максимальной лабильности; к возможности разнообразия шаблонного акта поведения под влиянием личного опыта, приспособляющего каждое животное к тем разнообразным условиям, с которыми оно сталкивается в каждый момент своего существования. Наибольшее совершенство достигается путем создания специального аппарата нервной системы — коры головного мозга, — обеспечивающего возможность возникновения под влиянием индивидуального опыта разнообразнейших унитарных реакций поведения.

Основную сторону в процессе "наследственной фиксации" актов поведения мы видим в количественном изменении соотношения внешних и внутренних факторов в их формировании. В том случае, когда унитарная реакция поведения, возникающая под ведущим влиянием внешних факторов, оказывается из поколения в поколение биологически полезной, несомненно, начнется положительный отбор тех особей, у которых она формируется наиболее легко, т.е. тех, у которых она формируется при большем участии наследственных факторов. Увеличение удельного веса наследственных факторов поведет к тому, что данная унитарная реакция поведения начнет формироваться при малом участии индивидуального опыта животного, возникая в основном под ведущим влиянием врожденных, безусловно рефлекторных компонентов поведения. Акт поведения, формировавшийся при большом участии индивидуально приобретенных компонентов, начнет формироваться под ведущим влиянием врожденных компонентов.

Хорошим примером увеличения удельного веса врожденных факторов при формировании унитарной реакции поведения, имеющей селективное значение, является "экипажное поведение" у далматских собак. Эта порода собак обладает, как показали исследования Килер и Тримбл, наследственным стремлением бежать под экипажем.

Как указывают авторы, английские фермеры в течение нескольких столетий приучали собак этой породы бежать под экипажем. В результате современные далматские собаки обладают наследственным стремлением к выполнению данного акта поведения. Схематически процесс возникновения данной особенности поведения далматских собак нами представляется следующим образом. Первоначально этих собак приучали бежать под экипажем. Данная унитарная реакция поведения формировалась как обычный условный рефлекс, возникающий под ведущим влиянием индивидуального опыта собаки. Однако те особи, которые обучались данному акту поведения наиболее легко, подвергались селекции. В результате удельный вес врожденных факторов, способствующих выполнению "экипажного поведения" этих собак, увеличивался. Это привело к тому, что современные далматские собаки стали обладать наследственным стремлением бежать под экипажем без всякого предварительного обучения. Унитарная реакция бежать под экипажем, возникающая первоначально под ведущим влиянием индивидуального опыта, стала формироваться под ведущим влиянием наследственных факторов.

Введение понятия унитарной реакции поведения указывает, таким образом, на возможный путь эволюции врожденного поведения в направлении, проложенном индивидуально приобретенным опытом. Оба указанных нами пути эволюции рассматриваемого уровня – 1) общее увеличение удельного веса индивидуально приобретенных компонентов поведения в формировании актов поведения. 2) увеличение удельного веса врожденных компонентов при формировании тех актов поведения, шаблонное выполнение которых имеет биологическое значение во многих поколениях животных, – являются частными случаями более общей проблемы: эволюции соотношений врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании унитарных реакций поведения животных.

Унитарные реакции поведения и возможность эволюционирования соотношения между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами в их формировании указывают на наличие непрерывных переходов между врожденным (инстинктивным) безусловно-рефлекторным и индивидуально приобретенным условнорефлекторным поведением. В большинстве случаев акт поведения представляет собой результат сложнейшей интеграции условных и безусловных рефлексов, который трудно отнести к группе врожденного или индивидуально приобретенного поведения.

Яркие примеры наличия непрерывных переходов между врожденным инстинктивным и индивидуально приобретенным поведением имеются в работах Лоренца.

Изучая формирование птенцового поведения, этот автор установил наличие теснейшего переплетения при этом врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. Однако удельный вес и соотношение этих компонентов сильно меняются у различных видов птиц.

Реакция крякового утенка на свою мать оказывается наследственно зафиксированной. Кряковые утята, выведенные под мускусной уткой (*Corina moschata*), разбегаются от нее, будучи еще в гнезде. Однако выведенные под домашней уткой (ближайшей родственницей кряковой утки), они реагируют на нее как на свою мать (независимо от того, какой бы она ни была окраски).

Основным специфическим признаком кряковой утки, являющимся безусловнорефлекторным раздражителем для ее утят, – это особая манера крякания, которое издает ведущая выводок утка. У домашней утки эта манера крякания сходна с кряковой уткой; у мускусной утки она иная.

Таким образом, можно сказать, что поведение крякового утенка по отношению к своей матери обуславливается в основном врожденными компонентами поведения.

Совершенно иначе обстоит дело с формированием поведения серого гусенка по отношению к своей матери, оказывающимся совершенно не специфичным. Выведенный под любой птицей, он "признает ее за мать". Но не только птица, но и любой движущийся предмет, попавшийся первым на глаза серому гусенку, воспринимается им как "мать". А раз

какой-нибудь предмет воспринят гусенком как "мать", он уже не обращает внимания на своих настоящих родителей. Между этими крайними случаями формирования поведения — в одном случае под ведущим влиянием наследственно обусловленной реакции на определенный специфический раздражитель, в данном случае под ведущим влиянием внешнего фактора — существует непрерывный количественный переход, в котором наблюдается теснейшее переплетение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведения животного.

Основной критерий врожденного поведения — это наличие готовых, врожденных реакций в ответ на определенные специфические раздражители; основной критерий индивидуально приобретенного поведения — это закономерно повторяющееся поведение в ответ на совершенно неспецифическое раздражение (сделавшееся таковым в результате индивидуального опыта животного). Оба эти критерия в применении к поведению животного должны быть поставлены под сомнение. Можно говорить о врожденных или индивидуально приобретенных рефлексах, но нельзя говорить о врожденном или индивидуально приобретенном поведении животного, являющемся всегда результатом сложной интеграции врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов. Можно говорить лишь о поведении животного, сформировавшемся под большим или меньшим влиянием врожденных и приобретенных рефлексов. Между этими крайними путями формирования актов поведения животных лежит непрерывный ряд различных количественных переходов, обусловленных различным количественным соотношением между врожденным и индивидуально приобретенным рефлексом.

Развитое здесь представление о некоторых сторонах интеграции поведения животных, названных нами унитарными реакциями и биологическими формами поведения, иллюстрирует сложное динамическое соотношение между врожденными и индивидуально приобретенными компонентами, которое складывается при формировании поведения животных.

Закономерности рефлекторной деятельности переднего отдела мозга, столь блестяще изученные школой И.П. Павлова, должны явиться тем прочным фундаментом, который ляжет в основу изучения закономерностей поведения.

Важной задачей при этом является выделение элементарных единиц поведения. Сделанная нами попытка выделить такие единицы была продиктована необходимостью проводимого исследования. Оправдается ли она в дальнейшем, могут показать только будущие исследования.

ВЫВОДЫ

1. В павловской школе основным объектом, единицей исследования является рефлекс. Изучение высшей нервной деятельности, проведенное при помощи павловского метода, установило основные закономерности деятельности высших отделов нервной системы. Основной акцент

в исследованиях Павлова сделан, однако не на изучении закономерностей поведения, а на изучении закономерностей механизма рефлекторной деятельности, лежащей в основе поведения. Поведение животных не может быть отождествлено с рефлекторной деятельностью высших отделов нервной системы.

При изучении поведения необходимо выделить и элементарную единицу поведения.

2. Изучение наследования и наследственного осуществления различных актов поведения у собак показало, что сходные по своему конечному выражению акты поведения могут обуславливаться различными причинами. В одних случаях определенный акт поведения формируется на основе наследственных свойств; в других случаях он может формироваться в результате индивидуального опыта животного. Это только в крайних случаях. В большинстве же случаев формирование отдельных актов поведения происходит в результате теснейшего переплетения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов, не дающих возможности отнести их ни к группе условных, ни к группе безусловных рефлексов. Последнее ясно выступило при проведенном нами анализе формирования активно-оборонительного, пассивно-оборонительного и аппортировочного поведения собак.

3. Акты поведения, которые могут формироваться при различном сочетании условных и безусловных рефлексов, имеющих в то же время сходное внешнее выражение, должны быть обозначены каким-то иным термином, чем "условными" или "безусловными" рефлексами. Мы называем их унитарными реакциями поведения. Под последними понимаются единые, целостные акты поведения, в которых объединены, интегрированы условные и безусловные рефлексы. Унитарные реакции поведения рассматриваются нами как элементарные единицы поведения.

4. Унитарные реакции, объединяясь, конструируют более сложные этапы интеграции поведения, которые могут быть обозначены как биологические формы поведения. Под последними мы понимаем поведение, которое, будучи построено из отдельных унитарных реакций, связано с обеспечением основных жизненных отправлений организма. Соответственно этому выделяются следующие, наиболее общие биологические формы поведения животных: 1) пищевая, 2) оборонительная, 3) половая, 4) форма поведения, связанная с заботой о потомстве (родительская форма поведения), 5) форма поведения потомства по отношению к своим родителям. Данные формы поведения являются наиболее общими, присущими почти всем позвоночным животным. У представителей различных систематических категорий, помимо перечисленных, выше наиболее общих форм поведения, встречаются и другие специфические (биологические) формы поведения.

5. Биологические формы поведения, конструируясь как результат интеграции отдельных унитарных реакций, не являются простой суммой последних. Унитарные реакции поведения проявляются в зависимости от той формы поведения, которая доминирует в данный момент

в поведении животного. Проявление биологических форм поведения связано с появлением в центральной нервной системе определенного очага стойкого повышения возбудимости — доминанты, в том смысле как ее понимал Ухтомский.

Все те унитарные реакции поведения, которые возникают на фоне такого очага возбудимости, конструируют соответствующую ему биологическую форму поведения. Однако сам очаг возбудимости обуславливает то, какие унитарные реакции могут проявляться в данный момент в поведении животного.

6. Общая тенденция эволюции унитарных реакций и биологических форм поведения в филогенетическом ряду направлена на увеличение удельного веса индивидуально приобретенных компонентов в их формировании. Этим достигается увеличение лабильности данных актов поведения и лучшее их приспособление ко всему многообразию внешних условий. Однако наряду с этой общей тенденцией наблюдается диаметрально противоположное явление — увеличение удельного веса врожденных факторов в формировании акта поведения. Это явление происходит в тех случаях, когда определенный акт поведения оказывается из поколения в поколение приспособленным к определенным, строго специфическим условиям внешней среды.

ИНСТИНКТ*

Инстинкт, по представлению средневековых монахов и даже значительно позднее, понимался как бессознательное, внутреннее побуждение, целесообразность которого обусловлена божеством. Борьба материализма и идеализма в яркой форме отразилась на понятии инстинкта. Философы-материалисты XVIII в. (особенно Ламеттри и Кабанис), взяв материалистическую сторону учения Декарта о рефлекторном принципе действия нервной системы, объясняли инстинктивные влечения как результат определенных изменений, происходящих в той или другой системе организма.

Описание и научная характеристика инстинктивных актов поведения у животных дается в XVIII в. в работах Бюффона, Реомюра, Леруа, Альбрехта, Галлера, Реймаруса. Последний дает четкое для своего времени определение: все акты поведения, которые предшествуют индивидуальному опыту и исполняются животными одинаковым образом, должны быть рассматриваемы как инстинкт. В начале XIX в. Ламарк провозгласил идею зависимости поведения животных, их инстинкта и образа жизни от окружающих условий их обитания. Тем самым было выдвинуто материалистическое объяснение происхождения инстинкта от условий жизни животного.

*БМЭ. 1969. Т. 11. С. 573—582.

В первой половине прошлого столетия Фредерик Кювье производит уже эксперименты по изучению формирования сложных инстинктов у животных. Его известные опыты, посвященные "строительному" инстинкту бобров, не потеряли значения и до настоящего времени. Большой интерес для учения о поведении и инстинктивной деятельности животных имели взгляды К. Рулье. В самом начале 40-х годов он выступил против того, что инстинкт и психическая деятельность животных непознаваемы и не подлежат научному анализу. Основным подход к объяснению инстинктивной деятельности у Рулье — это вопрос о причинах, определяющих историческое развитие данной формы деятельности животных. Эту причину Рулье, так же как и Ламарк, видел в том образе жизни, в тех условиях существования, в которых на протяжении своей истории пребывал тот или другой вид.

Важным этапом в исследовании инстинктов явилось учение Дарвина. Дарвин дал ясное определение инстинкта: "Такой акт, который может быть выполнен нами лишь после некоторого опыта или одинаково многими особями без знания с их стороны цели, с которой он производится, обыкновенно называют инстинктом". Так же как и для морфологических признаков, направляющую причину развития инстинкта Дарвин видел в естественном (или искусственном) отборе наследственной изменчивости инстинктивных актов. Учение Дарвина внесло принципиально новое в вопрос о происхождении инстинктов. Дарвин указывал, что инстинкт животных отныне... "не нарочно дарованные или созданные инстинкты, а только следствие одного общего закона, обуславливающего развитие всех органических существ, именно размножения, изменения, переживания наиболее сильных и гибели слабых".

Дальнейшее изучение инстинкта пошло по двум основным руслам. С одной стороны, по линии детального изучения многообразия и адаптивного значения инстинкта у различных животных. Представителем этого направления работ за рубежом был Ллойд Морган, у нас — В. Вагнер. Вагнер собрал и обобщил большое количество фактов об инстинктах у животных и изучил изменчивость и адаптивное значение ряда инстинктов.

Другое направление в развитии учения об инстинкте связано с физиологией. И.П. Павлов с первых шагов объективного изучения высшей нервной деятельности разделил все рефлексы, лежащие в основе поведения животных, на две группы: условные и безусловные. Сложные безусловные рефлексы И.П. Павлов отождествлял с инстинктом. Основание для отождествления инстинкта с рефлексами он видел в следующем: во-первых, в невозможности провести резкую границу между инстинктом и рефлексами; во-вторых, в неменьшей сложности рефлексов по сравнению с инстинктом, поскольку рефлексы, как и инстинкт, образуют "многоэтажные" цепи, захватывающие весь организм, причем конец одного рефлекса возбуждает начало другого; в-третьих, отдельные звенья сложной цепи рефлексов, так же как и инстинкт, зависят от гуморального состояния организма и от взаимодействия друг с другом. На основании этого И.П. Павлов писал: "Таким образом, как рефлексы,

так и инстинкты — закономерные реакции организма на определенные агенты, и поэтому нет надобности обозначить их разными словами. Имеет преимущество слово "рефлекс", потому что ему с самого начала придан строго научный смысл". И.П. Павлов выделил следующие основные рефлекторные (инстинктивные) реакции организма: 1) пищевые; 2) оборонительные; 3) половые; 4) ориентировочные; 5) родительские. Эти группы инстинктивных реакций являются общими для всех видов животных. Однако отдельные виды имеют специфические, характерные лишь для них инстинкты, например "строительные" инстинкты бобров, инстинкты миграции у перелетных птиц и др.

Несмотря на несомненную рефлекторную природу инстинкта, понятие инстинкта должно быть сохранено. Это диктуется тем, что эколого-физиологические исследования, проведенные за последние годы, с несомненностью указывают на то, что сложные рефлекторные акты поведения, которые обозначались как инстинкт, формируются не только из цепей безусловных рефлексов, но обязательными компонентами при их становлении являются условные, индивидуально приобретенные рефлексы. Установлено, что индивидуальный опыт животного, приобретенный в первые дни, часы и даже минуты жизни, может в чрезвычайно резкой форме отразиться на инстинктивном поведении животного в течение всей его последующей жизни. Так, например, детальное исследование биологической адаптации поведения воробьиных птиц, проведенное А.Н. Промптовым, показало, что обязательными компонентами столь важных инстинктивных актов поведения, как, например, строительство гнезд, характер пения самцов в брачный период и др., являются индивидуально приобретенные рефлексы. Если птица не имела возможности в течение своей индивидуальной жизни приобрести двигательные навыки к манипулированию различными объектами (стручками, семенами, почками деревьев и т.д.), то и постройка самого гнезда оказывается малосовершенной. А некоторые виды птиц (например, канарейки) вообще не в состоянии нормально строить гнезда. Точно так же характер пения самцов многих видов птиц складывается в результате тесного взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения. Птенец полевого жаворонка, воспитанный вместе с поющим самцом канарейки, по достижении половой зрелости хорошо копирует песни канарейки; но выкормыш, воспитанный в сообществе многих видов поющих птиц, в том числе и самцов своего вида, обязательно скопирует песню именно своего вида. Из этих примеров ясно видно, что врожденной основой инстинктивного поведения является определенная безусловнорефлекторная "канва", которая под влиянием индивидуального опыта приобретает то или другое конкретное выражение. Опираясь на свои эколого-физиологические исследования, А.Н. Промптов говорит о наличии у взрослых животных различных "биокомплексов активности", формирующихся в результате взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения и характеризующих видовое поведение особей в определенные периоды их индивидуальной жизни. К аналогич-

ным выводам пришел и Л.В. Крушинский, показавший, что формирование поведения животных осуществляется всегда в результате теснейшего взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения. Комплексы врожденных и индивидуально приобретенных актов поведения Л.В. Крушинский определяет как унитарные реакции, являющиеся едиными целостными актами поведения, в которых объединены, интегрированы условные и безусловные рефлексы.

Унитарные реакции конструируют более сложные уровни — биологические формы поведения, которые являются более высокими интегрированными формами инстинктивного поведения. Таким образом, инстинктивное поведение животных является всегда результатом взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов.

Однако соотношение врожденных и индивидуально приобретенных рефлексов в различных актах инстинктивного поведения животного может быть весьма различным. Так, например, едва лишь вылупившиеся птенцы кряковых уток реагируют только на специфическое кряканье утки. Сходные звуки, издаваемые человеком, воспринимаются утятами так же, как сигналы матери. Очевидно, в этих случаях инстинктивная реакция на свою мать происходит под ведущим влиянием врожденных факторов. У других видов животных врожденной оказывается только безусловнорефлекторная "готовность" к быстрому установлению условнорефлекторной связи с определенными внешними раздражителями. Только что вылупившемуся птенцу серого гуся достаточно увидеть какой-либо движущийся объект, чтобы его дальнейшее поведение оказалось направленным только на данный объект как на свою мать. Поскольку в естественных условиях первымдвигающимся объектом, который видит гусенок, является особь его вида, то и все его последующее инстинктивное стремление к этому раздражителю является адекватным.

Характерной чертой большинства инстинктов является приуроченность их к определенным возрастным или сезонным периодам. При этом проявление многих инстинктов коренным образом изменяет весь стереотип жизни животного. Миграционные, половые инстинкты, а также инстинкты размножения занимают определенные длительные периоды в жизни животных. В основе этого стационарного инстинктивного поведения, несомненно, лежит появление в центральной нервной системе стойких очагов повышенной возбудимости — доминанты.

Рассматривая значение принципа доминанты, А.А. Ухтомский подчеркивал, что накапливающаяся длительная стационарная активность центров нервной системы, обуславливая снижение порогов возбудимости одних реакций и торможение других, является механизмом, обеспечивающим стабильность поведения животного соответственно основным биологическим фазам его жизни. Обращаясь к причинам, лежащим в основе возникновения того или другого очага стойкого повышения возбудимости в центральной нервной системе, приводящего к проявлению определенного инстинкта, необходимо указать на

очевидную роль при этом гуморальных факторов. Половые инстинкты со своей совокупностью характерных для каждого вида реакций реализуются на фоне повышенной активности половых желез. Родительские инстинкты млекопитающих и птиц обуславливаются определенными гормональными сдвигами, при которых существенную роль играет усиленная секреция передней долей гипофиза гормона пролактина. Существенную роль в формировании инстинктов птенцов играет щитовидная железа. Тиреоидэктомия птенцов приводит к длительному сохранению характерных для них инстинктивных актов поведения.

Имеется достаточно и других данных, свидетельствующих о том, что гормональные факторы являются очевидной причиной стационарных изменений возбудимости центральной нервной системы; эти изменения возбудимости и оказываются непосредственной причиной различной реактивности нервных центров, ответственных за развитие определенного инстинкта. Современные данные физиологии указывают на существование определенных нервных центров, в которых происходит замыкание дуг безусловных рефлексов, являющихся врожденными компонентами инстинктивных реакций и функциональное состояние которых имеет существеннейшее значение для осуществления того или другого инстинкта. Особенно большое значение в этом отношении имеет гипоталамическая область. Повреждение этого отдела промежуточного мозга приводит к серьезным нарушениям ряда инстинктивных актов. И наоборот, раздражение гипоталамуса слабым электрическим током посредством вживленных электродов приводит к проявлению определенных инстинктов. Поиск пищи или воды, оборонительные инстинктивные действия при раздражении различных отделов гипоталамуса детально изучены Хессом, Н.А. Николаевой, Андерсоном и др.

Таким образом, инстинкты могут быть определены как сложные безусловные рефлексы, "обрастающие" условнорефлекторными компонентами в результате приспособления животных к конкретным для каждой особи условиям обитания. Стационарные изменения возбудимости (доминанта) нервных центров безусловнорефлекторных компонентов инстинкта определяют направление биологической адаптации организма в различные периоды его жизни. Основным критерием, отличающим инстинктивное поведение от неинстинктивного, является, таким образом, больший удельный вес безусловнорефлекторных компонентов по сравнению с условнорефлекторными в формировании данного типа поведения.

Развиваемое представление о физиологической природе инстинктов, вытекающее из современных данных, главным образом отечественных исследователей, объясняет ряд сторон инстинктивной деятельности животных. Прежде всего становится понятной поражающая на первый взгляд "целесообразность" инстинктивных актов поведения, так как она определяется не только результатом естественного отбора врожденных компонентов инстинкта в предшествующих поколениях, но и результатом индивидуального опыта каждой особи, приспособляющей свой врожденный шаблон поведения к конкретным условиям жизни.

В настоящее время в зарубежной литературе Лоренцом, Тинберге-ном и др. развивается нерелефлекторное представление об инстинкте, в котором ведущее значение придается спонтанному повышению возбудимости центров нервной системы, определяющих целесообразный инстинктивный акт поведения. Внешние раздражители, в ответ на которые осуществляются определенные инстинктивные реакции, рассматриваются в качестве стимулов, устраняющих блоки с каналов, по которым происходит дренаж импульсов из возбужденных центров нервной системы. Если соответствующие раздражители отсутствуют, блоки оказываются прорванными повысившимся возбуждением нервного центра, и определенное инстинктивное поведение осуществляется "вхолостую". Это представление отрывает развитие инстинктов от внешних факторов среды и делает поведение животных индетерминированным. Между тем приводимые в пользу этого представления факты хорошо объяснимы с точки зрения сформулированного выше представления о рефлекторной природе инстинктов. Стационарное повышение возбудимости (доминанта) центров нервной системы, происходящее под влиянием гуморальных факторов, в соответствии с изменением физиологического состояния организма снижает порог раздражения нервной системы на те внешние раздражения, которые вызывают проявление инстинктивных реакций поведения. Слишком большое снижение порога раздражения неминуемо приведет к тому, что ряд неспецифических и слабо действующих раздражителей будут также вызывать инстинктивную реакцию поведения, могущую произвести впечатление "спонтанной". Однако на самом деле эта "спонтанность" инстинкта является не следствием прорванного блока, удерживающего импульсы возбуждения, а следствием действия раздражений, ранее бывших подпороговыми, на стационарно повышенно возбудимые нервные центры безусловнорефлекторных компонентов инстинкта.

Патология инстинкта проявляется во всевозможных нарушениях адаптивного значения этой формы поведения. Наиболее частым патологическим проявлением инстинкта является ослабление степени его выражения. Ослабление полового и родительского инстинкта постоянно встречается у домашних животных. Частой причиной этой патологии является нарушение эндокринного баланса организма, однако это ослабление в ряде случаев обуславливается совершенно другими причинами. Так, например, описаны случаи, когда собаки, которые всю свою жизнь находились в постоянном общении со своим хозяином, после охоты проявляли родительский инстинкт по отношению к щенкам только в присутствии своего хозяина, но бросали их и следовали за хозяином, если последний уходил от щенков. В данном случае прочная условнорефлекторная стереотипия всего поведения собаки (установка на хозяина) нарушала ее родительский инстинкт. Гипертрофия инстинктивного поведения проявляется нередко в чрезмерном выражении какого-либо инстинкта, теряющего вследствие этого свое адаптивное значение. Так, например, у некоторых домашних животных (кошек, собак) гипертрофия родительского инстинкта выражается в том, что

мать непрерывно чистит, лижет, переносит с места на место своих потомков, в связи с чем нередко оказывается причиной их гибели. Существенную роль в патологии инстинкта играет установление ненормальных связей в условнорефлекторных компонентах инстинктивного поведения. Например, если кряковые селезни воспитываются уткой другого вида, то на следующий год их половой инстинкт проявляется не по отношению к уткам своего вида, а по отношению к уткам того вида, среди особей которого были воспитаны эти селезни. То же наблюдается и с материнским инстинктом. Если паре молодых цихлидовых рыб (сем. окуневых) подложить икру чужого вида и они воспитают мальков, то они уже никогда не будут воспитывать мальков, вылупляющихся из собственной икры. Установление условнорефлекторной связи с мальками чужого вида нарушит на всю жизнь нормальное проявление их родительского инстинкта по отношению к собственному потомству. Эта форма патологии инстинктов является, очевидно, наиболее распространенной.

Вопрос об инстинкте у человека весьма сложен, так как его поведение определяется в основном социальными отношениями и инстинкты оказываются почти полностью заторможенными. Однако пищевой инстинкт (особенно в младенчестве), половой, родительский, оборонительные инстинкты (особенно при внезапной опасности) могут оказать существенное влияние на поведение человека.

В настоящее время в ряде зарубежных стран на Западе широкое распространение получили идеи Фрейда. Теория Фрейда, появившаяся в самом конце прошлого века, исходила из того, что основным фактором поведения человека являются инстинктивные влечения, среди которых на первое место выдвигается половой инстинкт. Конфликты, развивающиеся на почве полового инстинкта, являются, согласно учению Фрейда, основным источником неврозов. Фрейдисты, упуская ведущую роль социального фактора в поведении человека, уводят тем самым от основного источника конфликта со всеми его патологическими последствиями — от уродливых форм социальных отношений, подменяя их сексуальными отношениями на почве доминирования полового инстинкта.

В патологии человека при тяжелых нарушениях функции высших отделов мозга растормаживающиеся подкорково-стволовые образования приводят к проявлению ранее заторможенных рефлекторных реакций и примитивных инстинктов, примером чего может быть реакция агрессии после эпилептического припадка. При резко возбужденных состояниях центральной нервной системы (различного типа маниях) характер патологического возбуждения может выразиться в преобладании у больного того или другого инстинкта, придавая болезни определенную, характерную для данной личности окраску. Особенно существенную роль в направлении характера болезни играют обычно половые и оборонительные инстинкты. Патологические нарушения нормальных инстинктов у человека, особенно полового (проявляющегося во всевозможных извращениях), могут обуславливаться установле-

нием ненормальных условнорефлекторных связей в индивидуально приобретенных компонентах. Б.В. Ганушкин четко указал на значение индивидуального опыта в происхождении гомосексуализма: "Совершенно несомненно, что, как правило, у большинства людей до наступления полной половой зрелости половое влечение отличается большой неустойчивостью, особенно в отношении цели и объекта влечения. Случайные впечатления, соблазны со стороны товарищей, наконец, прямое совращение со стороны пожилых гомосексуалистов фиксируют у еще не нашедшего себя в половом отношении неустойчивого, психопатического юноши ту форму удовлетворения полового влечения, в которой он испытывал свои первые, наиболее яркие половые переживания". Представление об инстинктах как о комплексе сложных безусловных рефлексов, развитие которых определяется индивидуально приобретенными компонентами поведения, указывает на значение правильного воспитания в формировании нормальных инстинктов у человека и поэтому может иметь практическое значение для врача.

ЭТОЛОГИЯ*

Основы этологии были заложены в XIX в. После первых экспериментов Сполдинга по изучению поведения животных Уитмен, тщательно наблюдая за поведением животных разных видов, указал, что многие инстинкты как врожденные реакции поведения являются настолько константными, что, подобно морфологическим структурам (органам), могут иметь таксономическое значение. Так, например, сосущие движения, которые производят голуби во время питья, являются одним из самых характерных признаков семейства голубиных. Существенным вкладом в развитие этологии явились исследования Хайнрота и Крейга (Craig, 1918). Хайнрот развивал учение о значении врожденных признаков поведения птиц (особенно утиных) для таксономической оценки вида. Крейг одним из первых указал, что поведение складывается не только из отдельных вызванных соответствующими раздражителями реакций, а направляется внутренними потребностями животных. Он подразделил инстинкты на влечения, требующие удовлетворения, и поисковое поведение с включением моторной активности и завершающего действия, которое осуществляется после того, как раздражитель найден. Совершение этого действия, по положению Крейга, приводит к снижению или полному прекращению влечения. Исследования и положения Хайнрота и Крейга в дальнейшем были уточнены и развиты главным образом Лоренцом (Lorenz, 1935, 1966) в Германии и Тинбергеном (Tinbergen, 1951), в Англии. Эта школа развивалась в полемике с американской школой бихевиористов, которые старались объяснить все поведение животных приобретенными

*БМЭ. 1969. Т. 10. С. 1142—1150.

рефлексами, отрицая наличие врожденных факторов. Их представления оказались неправильными, но длительная борьба школ помогла их представителям уточнить и углубить знания о поведении животных. При этом этологи в значительной мере исходили из положения И.П. Павлова и его школы о разделении поведения на условные и безусловные реакции. В то время как павловская школа сосредоточила основное внимание на изучении условных рефлексов, этологи изучали главным образом биологическую целесообразность поведения и роль поведенческих актов в борьбе за выживаемость вида.

Подробнейшее описание наблюдаемого у отдельных видов набора движений с учетом тех ситуаций, в которых они проявляются, давало возможность для более точных экспериментальных исследований внутренних и внешних факторов, вызывающих эти движения. У многих видов, особенно в групповой и половой сферах поведения, наблюдаются устойчивые комплексные "церемонии" смирения, угрозы и т.д., которые проявляются строго стереотипно всеми членами данного вида, даже если они выросли в неволе и без общения с особями своего вида. Хаксли описал "вежливую" передачу водяных растений при токе у чомги и дал подобному поведению наименование "ритуалов" или "ритуальных действий". Такие поведенческие реакции в дальнейшем изучались многими учеными: так, Лоренц и его ученик Валль описывали токовые движения у речных уток. Особый интерес среди врожденных элементов поведения вызывали "замещающие" движения, по определению Тинбергена, которые обнаруживаются в конфликтных ситуациях. Например, если во время боя вспышка агрессии подавляется боязнью, а бегство, в свою очередь, тормозится агрессией, то в этих случаях часто наблюдаются замещающие действия. У многих видов замещающие движения проявляются с момента рождения и могут быть точно предсказаны наблюдателем. Так как они проявляются без адекватного индивидуального опыта, эти реакции поведения, несомненно, врожденные. Например, в конфликтной ситуации белый гусь осуществляет движения купания даже на земле; серый гусь в этих ситуациях отряхивается, петухи выполняют клевательные движения или "засыпают" в середине боя.

При осуществлении инстинктивных поведенческих реакций, помимо эффекторного выражения, большое значение имеет и специфика действующего раздражителя. Многие весьма сложные акты поведения "освобождаются" относительно простыми раздражителями без адекватного обучения. По выражению Тинбергена, эти раздражители подходят к поведению, как "ключ к замку". Этологами (Eibl-Eibesfeldt, 1963) было показано, что, помимо врожденных навыков, существует и врожденное опознавание: животное, у которого отсутствует индивидуальный опыт, реагирует на специфические "ключевые" раздражители определенным поведением. Так, небольшая рыба колюшка реагирует на строго специфические признаки самца своего вида при защите территории своего гнезда. Основным раздражителем агрессии является красная окраска брюшка. Если на территорию гнезда поместить модель самца, у которого брюшко не окрашено в красный цвет, самец не будет реагировать на эту модель.

Однако чрезвычайно грубая шарообразная болванка с красным пятном внизу вызывает у него полное выражение агрессивной реакции (Tinbergen, 1951). Эти исследования объяснили наличие множества морфологических признаков у животных, биологическое значение которых до этого не было ясно. Если быстрая "правильная" реакция имеет биологическое значение для вида, то физиологические механизмы, лежащие в ее основе, будут, согласно мнению этологов, отбираться естественным отбором. Физиологические механизмы реакции бегства от врага при первом же его появлении сформировались в результате селекции. Появление врага сразу "высвобождает" эту реакцию в ее совершенном, законченном виде. Если бы животное обучалось этой реакции методом "проб и ошибок", то одна-единственная ошибка была бы уже гибельной для него.

Исходя из положения Крейга о значении побуждающих стимулов в поведении животных, Тинберген (1974) высказал гипотезу об "иерархии инстинктов": повышение возбудимости мозговых центров, происходящее в определенные периоды жизни животных, может "разряжаться" при действии специфических внешних раздражителей или в результате слишком низкого порога их возбудимости. Разрядка центра "поискового" поведения при определенных гуморальных изменениях поведет к поиску пищи или самки. Нахождение специфических раздражителей поведет к "разрядке" центра, стоящего на более низком уровне "иерархии". В результате осуществляется определенная рефлекторная реакция, ведущая к овладению пищей или совокуплению с самкой. При этом, согласно мнению Крейга, одни центры поведенческих реакций могут быть подавлены другими. Например, голодная чайка в период полового возбуждения может прекратить ухаживание за своим половым партнером и начать поиск корма. В данном случае решающим стимулом поведения явится не наличие внешнего раздражителя (полового партнера), а соответствующая "зарядка" пищевого центра, т.е. внутренний стимул.

Если какой-либо центр является слишком сильно "заряженным", т.е. порог его возбудимости крайне низок, то поведенческая реакция может осуществиться "вхолостую". Примером этого может служить наблюдение Лоренца за выращенными в изолированных условиях скворцами, которые при отсутствии в помещении мух производили мнимую охоту за ними со всеми характерными деталями этого поведения. Это положение Лоренца и Тинбергена было в свое время встречено с большим недоверием. Однако если рассматривать описанные факты спонтанного проявления инстинктов под углом зрения физиологических механизмов функции нервной системы, то оно вполне согласуется с ними. Во-первых, как было показано Ухтомским, если в определенной группе нервных центров складывается стационарное возбуждение, которое обеспечивает снижение порогов возбуждения в отношении текущих импульсов, происходит облегчение для разрядов возбуждения в соответствующие эффекторы. Поэтому вполне допустимо, что доминантный очаг возбуждения, образовавшийся под влиянием гуморальных факторов в каком-либо безусловнорефлекторном центре, может давать разряды возбуждения на самые различные неспецифические раздражители. Несомненно, это один

из возможных механизмов реакции "вхолостую" (Крушинский, 1960). В пользу такого представления говорят и опыты Хольста и Сен-Поль. Раздражая область ствола мозга у кур через вживленные электроды, авторы наблюдали в зависимости от места нахождения электродов или отдельные простые неизменяемые напряжением тока движения (клевание, поворачивание головы направо или налево, ухаживающие движения за отсутствующими самками и т.п.), или целостное протекание сложных поведенческих актов.

Выражение более сложных форм поведенческих реакций было часто менее константно, чем выражение выше перечисленных относительно простых поведенческих актов. Оно может зависеть от готовности животного к реакции, вызванной предшествующими раздражителями, напряжением тока и всей суммой окружающих животное раздражителей. Так, например, градуальное усиление раздражения одного из пунктов мозга вызывало следующую поведенческую реакцию: курица встает, оглядывается, с ясно выраженными симптомами испуга фиксированно смотрит в одну точку пространства, отодвигаясь от пугавшего ее пункта. При дальнейшем усилении раздражения симптомы испуга нарастают и курица с тревожным криком улетает. Подобное внешнее выражение напоминает реакцию испуга на приближающегося хищника. Раздражение другого пункта мозга вызывало реакцию агрессии. Однако полное выражение реакции зависело от наличия внешнего раздражителя. Например, при относительно небольшой интенсивности раздражения петух бросался на стоящее рядом с ним чучело хорька (на которое он до этого не реагировал). При большой интенсивности раздражителя реакция агрессии проявлялась на малоспецифический раздражитель, например сжатый кулак.

Существенно, что реакции поведения "вхолостую" могут быть вызваны введением определенных гормонов. Во время нерестового периода самец колюшки, плавая около входа в гнездо, производит постоянные "обмахивающие" движения плавниками вокруг отложенных яиц. Этим достигается постоянный приток свежей воды к икре. Введение тестостерона приводит к строительству гнезда. Введение пролактина в отсутствие гнезда и яйцекладки приводит у многих рыб к типично "обмахивающим" движениям плавниками.

Таким образом, определенные гормоны являются "пусковыми" механизмами специфических поведенческих реакций при отсутствии специфических внешних раздражителей. Подобные исследования были проведены американским ученым Лерманом на голубях.

Одним из важнейших направлений этологии является проблема взаимоотношения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведенческих актов, т.е. выяснение условий и механизма включения индивидуально приобретенных компонентов во врожденную "рамку" (Lorens, 1965).

Исследования Айбль-Айбесфальдта (Eibl-Eiblsfeldt, 1963), посвященные анализу переплетения врожденных и приобретенных актов в формировании поведения млекопитающих, показали значение неспецифического

индивидуального опыта в выполнении сложных комплексных актов поведения. Так, крысы, выращенные в изолированных условиях, в которых они не могли научиться манипулировать твердыми предметами, несмотря на то что обладали полным набором комплексных движений строительства гнезда, обычно были не в состоянии вначале строить его. Для этого им было необходимо научиться выполнять эти движения в биологически адекватной последовательности. Однако в некоторых случаях, когда последовательность выполняемых движений была адекватной, гнездо строилось сразу.

Большой интерес представляет проблема того "чувствительного периода", в который животное лучше всего "обучается". Эта проблема имеет существенное значение и для педагогики.

Этологами показано, что у многих видов животных в онтогенезе имеются определенные чувствительные периоды, во время которых они научаются реагировать на определенный, строго специфичный комплекс раздражителей. По прошествии этого периода животные уже не способны реагировать на данные (биологически адекватные) внешние факторы; они приспособливают свое поведение к тем внешним факторам, с которыми встречаются в чувствительный период онтогенеза. Это явление обозначено термином "запечатление" (нем. *Prägung*, *imprinting*). Явление запечатления было детально изучено (Lorenz, 1935, 1937; Hess 1959; и др.). Так, у кряковых утят образ матери запечатлевается в течение первых 48 ч после вылупления. Если в течение этого периода утята не увидят утки, она будет вызывать у них пассивно-оборонительную реакцию; они убегут от нее. Чрезвычайно существенно, что если кряковые утята в течение первых 48 ч жизни встретят вместо матери какой-нибудь движущийся предмет (размером не меньше спичечной коробки), то они начнут следовать за ним. Достаточно одной минуты пребывания в "обществе" такого предмета, чтобы утята "признали" его своей матерью и везде следовали за ним.

Согласно мнению этологов, запечатление отличается от условного рефлекса. Это различие проявляется в следующем. Во-первых, запечатление возможно только в течение короткого периода постнатальной жизни животного. Во-вторых, реакцию на запечатленный объект невозможно угасить; он запоминается на всю жизнь. Так, селезень мускусной поганки, воспитанный под кряковой уткой, в период полового созревания начал ухаживать за утками не своего вида, а за кряковыми. Это ухаживание за утками другого вида упорно продолжалось "запечатленным" селезнем, несмотря на то что кряковые утки относились к нему безразлично или даже агрессивно и не допускали его к спариванию. "Запечатленный" самец не обращал внимания на уток своего вида, которые проявляли по отношению к нему всю систему токовых движений и готовность спариваться. В-третьих, как показали опыты Хесса (Hess, 1959) на утках, при условно-рефлекторном обучении следы от новых условных связей сохранялись лучше, чем от старых. Наоборот, после запечатления новые связи если и образовывались, то оказывались весьма нестойкими. Так, "запечатленные" селезни кряковых уток, воспитанные под утками

других видов, при изолированном содержании с кряковыми утками в конце концов спаривались с ними. Однако стоило только поместить к такой "супружеской паре" утку того вида, на который был "запечатлен" кряковый селезень, как он сразу же обрывал свою "супружескую" жизнь с самкой своего вида и начинал вновь ухаживать за недоступными, но "идеальными" для него самками чужого вида. Наконец, некоторые фармакологические препараты, как, например, мепробамат (мепротан), не оказывают существенного влияния на выработку условных рефлексов, однако почти полностью устраняют эффект запечатления (Hess, 1959).

Запечатление не обязательно происходит в ювенильном периоде. Так, например, некоторые моногамные виды цихлидовых рыб запечатлевают образ своих потомков в течение первого сезона размножения (Noble, Curtis, 1939; Baerends, Baerends van Roon, 1950). Если молодой паре подкладывают яйца другого вида взамен их собственных, они будут ухаживать и охранять своих приемышей. Однако после этого никогда не воспитывают своих собственных потомков, убивая их в момент вылупления из икринок.

Очень существенны исследования, проводимые этологами по выяснению генетико-поведенческих механизмов, обеспечивающих изоляцию отдельных видов, живущих на одной и той же территории. Шутц обнаружил два таких механизма у некоторых видов уток. Оказалось, что механизм, препятствующий спариванию селезней с утками чужого вида, — это запечатление. Так как в естественных условиях утята всегда, как только вылупляются, водятся матерью своего вида, они оказываются запечатленными на уток своего вида и никогда не спариваются с утками других видов. У самок тех же видов Шутц наблюдал совершенно другой механизм, препятствующий межвидовому скрещиванию. Для их половой реакции не имеет значения то, под каким видом уток они воспитывались. Они реагируют безусловнорефлекторно на вторичные половые признаки селезней только своего вида. Так, кряковая утка, вылупившаяся и выращенная в семействе довольно сходного с нею вида — шилохвостки, покидает в период полового созревания свою приемную семью и спариваются с кряковым селезнем.

Изучая в основном врожденные факторы поведения и их биологическое значение, этологи раскрыли неожиданное богатство разнообразно переплетенных друг с другом приспособительных механизмов у животных.

Однако в этологии уделяется еще слишком мало внимания физиологическим механизмам, лежащим в основе поведения. Несомненно, синтез этологических методов изучения с методом исследования морфофизиологических механизмов функции мозга окажется весьма перспективным.

ИЗУЧЕНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ПТИЦ*

Поведение птиц имеет ряд специфических черт, связанных с особенностями их экологии и строения высших отделов мозга.

Передвижение по воздуху обусловило необходимость быстрой адаптации птиц к различной географической среде, особенно во время перелетов. Это явилось, несомненно, одной из ведущих причин необычайного развития зрительного анализатора, что анатомически выразилось в значительном развитии зрительных покрывок (*tectum opticum*), зрительного бугра, связанного рядом восходящих и нисходящих путей с полосатым телом. Сильно развитое у птиц полосатое тело, занимающее всю массу конечного мозга, соединено множеством восходящих и нисходящих систем с наружным коленчатым телом, в котором происходит перерыв волокон зрительных путей.

Другим дистанторецептором, играющим большую роль в поведении птиц, является, бесспорно, слуховой рецептор.

Многообразная система слуховой сигнализации, передающая информацию прежде всего между особями одного вида, очень развита у птиц и играет огромную роль в их биологии.

В основе системы сигнализации лежат различные физиологические механизмы: с одной стороны, она основана на безусловнорефлекторных, с другой — на условнорефлекторных механизмах, но в большинстве случаев на взаимодействии тех и других. Так, например, исследования Лоренца (Lorenz, 1935, 1937) показали, что только что вылупившийся крякковый утенок узнает свою мать только по одному специфическому признаку — частому кряканью, которое она издает. Если человек имитирует эти звуки, утенок бежит за ним как за матерью. Однако выведенный под уткой другого вида, например под мускусной (*Cairina moschata*), издающей другие позывные звуки, крякковый утенок не реагирует на нее как на мать. Следовательно, крякковый утенок получает информацию о своей матери лишь по одному сигналу, а именно по специфической манере ее кряканья, причем ответная реакция на этот раздражитель, несомненно, имеет безусловнорефлекторную природу.

Совершенно иначе обстоит дело с "реакцией на мать" у гусей (*Anser anser*). Только что вылупившийся гусенок получает информацию о своей матери только в результате индивидуального опыта. Будучи выведен под любой птицей, он "признает" ее за свою мать. И не только птица, но и любой движущийся предмет, попавшийся первым на глаза вылупившемуся гусенку, воспринимается им как "мать". Все его дальнейшее поведение оказывается фиксированным по отношению к этому впервые им увиденному объекту.

Между этими крайними случаями у разных птиц существует непрерывный ряд переходов с различным соотношением врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в значении тех сигналов, кото-

*Орнитология. 1960. М.: Изд-во МГУ. Вып. 3. С. 17—25.

рые информируют потомков об их родителях. Так, вылупившиеся птенцы серой куропатки не реагируют на какие-либо специфические сигналы, получаемые от матери. Будучи выведены в инкубаторе, они делаются совершенно ручными. Однако вылупившись под куропаткой и проследовав за ней буквально несколько метров, они уже успевают получить информацию о своей матери, а их птенцовое поведение уже не может быть, как выражается Лоренц, "преддетерминировано" на особей других видов. Лоренцом детально изучены на галках те периоды в жизни птенца, когда происходит индивидуально приобретаемая фиксация птенцового поведения на своих родителей. Он показал, какие признаки имеют ведущее сигнальное значение для птенцов в узнавании своих родителей. Интересные исследования проведены в этом же направлении на врановых птицах.

Ряд исследований посвящен вопросу о значении врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в способе узнавания родителями своих птенцов.

У многих птиц птенцы должны иметь, как указывает Лоренц, специфические признаки, сигнализирующие матерям об их принадлежности к данному виду. К таковым относятся, например, полосы и пятна, которые имеют строго видоспецифическое распределение на пуховом покрове головы у птенцов куриных птиц.

Как показали исследования Брюлля (Brüll, 1937), у хищных птиц в первый период кормления птенцов в гнезде необходимыми признаками птенцов, которые вызывают у родителей материнский рефлекс, являются контрастные черные пятна на фоне светлого пухового покрова и энергичные "просящие" движения птенцов при полете родителей. В случае отсутствия этих движений родители могут выбросить из гнезда своих птенцов. Это, безусловно, рефлекторный ответ со стороны родителей.

Однако наряду с этим большое значение у птиц (особенно у живущих колониями) имеет индивидуальное узнавание своих птенцов. Как показал Тинберген (Tinbergen, 1955), самка серебристой чайки (*Larus argentatus*) не в состоянии произвести правильный выбор насиживаемых ею яиц от расположенной на некотором расстоянии чужой кладки даже в том случае, если по цвету скорлупы они значительно различаются. Однако те же чайки очень скоро начинают отличать своих птенцов от остальных, хотя для человека они практически неразличимы.

Приведенные примеры иллюстрируют, что птенцы и родители реагируют на весьма различные сигналы, информирующие их друг о друге. При этом реакция и птенцов на родителей, и обратная реакция может быть как врожденной, так и индивидуально приобретенной.

Огромную роль в жизни птиц играет восприятие сигналов опасности. Эти сигналы могут исходить и от самого хищника, и от особей своего или другого вида птиц. Исследования Тинбергена и Лоренца показали, что различные куриные, утки, гуси (воспитанные в изоляции) реагируют оборонительной реакцией только на строго специфические силуэты хищных птиц.

Так, необходимым признаком силуэта, вызывающего оборонительное

поведение птицы, является темный цвет, короткая голова и относительно длинный хвост.

При этом важное значение имеет не только сам силуэт, но и направление, в котором он движется. Один и тот же силуэт,двигающийся в разных направлениях, может вызывать и не вызывать пассивно-оборонительной реакции птицы.

Хартлей (Hartley, 1950) исследовал специфические признаки совы, которые воспринимаются птицами как сигналы для "тревожного окрика" и даже нападения на нее. Оказалось, что имеется три характерных признака, на которые реагируют птицы: 1) круглая голова на короткой шее ("совиная" форма), 2) серая окраска (но не обязательно специфическая "совиная" расцветка) и 3) трехмерность выставляемого изображения (на двухмерные силуэты птицы почти не реагируют).

Этот вопрос позднее исследовали некоторые орнитологи, причем получен ряд интересных данных о специфике раздражителей, которые вызывают реакцию тревоги (крик) у птиц и какие "признаки" хищника являются условно- и безусловнорефлекторными раздражителями.

Каждому орнитологу известно, что у многих видов птиц имеется различная сигнализация воздушной или наземной "тревоги". Недавно Бюснель и Грамэ (Gramet, 1959) произвели записи крика "тревоги" различных врановых птиц. Оказалось, что они производятся на относительно низких частотах (1,5–2,5 кГц). Если их воспроизвести около гнезд (колоний) врановых птиц, то эти крики заставляли, как правило, покидать гнезда даже насиживающих особей. При воспроизведении криков поздним вечером птицы не возвращались к своим гнездам до утра. Это приводило к гибели эмбрионов, но не обрывало насиживания. Воспроизводя неоднократно крики тревоги в период насиживания, можно погубить все кладки в колонии врановых птиц.

Воспроизведение "крика тревоги" по сравнению с другими способами отпугивания (например, стрельбой) имеет то неоспоримое преимущество, что птицы каждый раз реагируют на натуральный безусловнорефлекторный раздражитель и покидают гнезда, тогда как они быстро "привыкают" к самым искусственным раздражителям (происходит угасание пассивно-оборонительной реакции). На этой основе во Франции предпринимаются попытки борьбы с врановыми птицами в тех районах, где они наносят ущерб сельскому хозяйству.

В период размножения огромное значение имеет многообразная система сигнализации между особями разного пола. Различные морфологические вторичнополовые признаки, пение, токование, всевозможные "церемониальные" движения, выполняемые самцами и самками, — необходимое условие осуществления размножения. Во время "церемоний" ярко окрашенные вторичнополовые признаки часто выставляются самцами "напоказ" перед самками.

Лоренц (1937) считает, что "церемониальные" движения в ряде случаев филогенетически более древние, чем морфологические признаки, демонстрируемые во время "церемоний". Так, верхняя поверхность головы, крыльев и спина у селезней некоторых видов уток покрыты

яркими перьями. Находясь на воде около самок, они "растопырявают" эти перья, как бы демонстрируя их самкам. Однако то же самое делают селезни тех видов уток, у которых на соответствующих местах нет ярко окрашенных перьев.

Приведенные примеры иллюстрируют широко распространенную у птиц систему сигнализации, имеющую чрезвычайно важное биологическое значение. Этот вопрос в настоящее время детально изучается.

Центральное место в изучении поведения птиц занимает, несомненно, проблема инстинкта. Следует отметить, что исследования, проведенные на птицах, внесли на сегодняшний день больше в изучение инстинктивного поведения, нежели аналогичные работы на других животных.

Не имея возможности разбирать здесь все стороны проблемы инстинкта, остановимся лишь на центральном вопросе формирования инстинктивного поведения птиц, а именно на соотношении врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в инстинктивном поведении.

Хотя вопрос об изменчивости инстинктивного поведения под влиянием индивидуального опыта поднят уже давно, до настоящего времени он окончательно не разрешен.

По взглядам одних исследователей, врожденное, инстинктивное поведение не изменяется под влиянием индивидуального опыта. Так, показав на примере вариаций в устройстве гнезд ласточек наличие изменчивости в гнездостроительном инстинкте птиц, Вагнер (1913–1925) тем не менее категорически отрицал изменения в инстинктивном поведении под влиянием индивидуального опыта. Подобные изменения, наблюдаемые у диких животных при содержании в неволе, он рассматривал как патологические случаи, уподобляя их изменениям, происходящим, например, после кастрации.

За последние десятилетия за рубежом развилось так называемое этологическое направление в изучении поведения животных. Это направление родилось в основном в результате исследования поведения птиц. Это направление берет начало от Уитмена (Whitman, 1899), рассматривавшего инстинкты как врожденные реакции, настолько константные и характерные для каждого вида, что они, подобно морфологическим структурам (органам), должны иметь таксономическое значение.

К сходному выводу пришел Хейнрот (Heinroth, 1918, 1938). Воспитывая птенцов многих видов птиц в изоляции, он показал, что такие инстинктивные движения, как чистка перьев, отряхивание и другие, выполняются птенцами без предварительного опыта, по специфическому для данного вида стереотипу. Если же какой-либо врожденный инстинктивный акт поведения не характерен для птицы данного вида, она не может ему научиться.

Лоренц (Lorenz, 1935, 1937, 1939, 1950, 1956) широко развил начатое Уитменом и Хейнротом направление в изучении поведения. Он также говорит о константности инстинктов, называя их "наследственными координациями". Лоренц, как и Уитмен, подчеркивает, что некоторые инстинктивные движения являются характерными таксономическими признаками. Так, например, ни один морфологический признак не харак-

теризует семейство голубей так константно, как "сосущие" движения во время питья.

Чрезвычайно малая изменяемость, независимость формирования от индивидуального опыта и возможность проявления в отсутствие специфических внешних раздражителей (реакция "вхолостую") являются, по Лоренцу, наиболее характерными чертами инстинктивных актов поведения. Однако для проявления инстинктов в большинстве случаев все же необходимо наличие специфических раздражителей.

Лоренц перенес в область изучения инстинктивных актов понятия экспериментальной эмбриологии. Подобно тому как при развитии морфологических структур имеются определенные чувствительные периоды, в течение которых закладка одного органа может индуцировать образование другого, аналогичные периоды, по мнению Лоренца, имеются и при формировании инстинктивных актов поведения. В этот определенный, часто очень короткий, чувствительный период внешние условия могут видоизменить инстинктивные акты поведения некоторых птиц.

Тинберген (Tinbergen, 1950), изучая поведение птиц в близком с Лоренцом направлении, расширил представление последнего о нервном механизме, лежащем в основе инстинктивного поведения. Он считает, что в осуществлении инстинктов ведущую роль играет функциональная активность различных нервных центров, находящихся в определенном, как бы иерархическом соподчинении. Так, например, высокая возбудимость пищевого центра сокола приводит к тому, что он начинает поисковый облет своей охотничьей территории. При встрече с какой-нибудь пригодной для пищи птицей открываются "блоки", препятствовавшие свободному прохождению импульсов от пищевого центра к центрам, связанным с непосредственной поимкой жертвы. Возбуждение этих центров приводит к завершающей реакции – поимке добычи.

Таким образом, взгляды Лоренца и Тинбергена на взаимоотношение внешнего и внутреннего в формировании инстинктивного поведения выходят за пределы рефлекторного принципа деятельности нервной системы. Ведущая роль в осуществлении этой формы поведения принадлежит внутренней, врожденной функциональной активности нервных центров; внешние же факторы играют лишь второстепенную роль в осуществлении инстинктов, которые при высокой возбудимости соответствующих нервных центров могут проявляться и без специфического внешнего раздражителя.

Концепция Лоренца и Тинбергена о физиологических механизмах, лежащих в основе инстинктивного поведения, трудно согласуется с современными представлениями классической физиологии. Этот вопрос детально разобран в книге Промптова (1956), а взгляды Лоренца и Тинбергена подвергнуты критике Коштоянцем.

В другой форме вопрос об изменяемости инстинкта под влиянием индивидуального опыта был поставлен Морганом (1899). Детально изучая поведение птиц, этот исследователь пришел к выводу, что индивидуально приобретенный опыт тесно связан с инстинктивным поведением. Согласно его мнению, наследуются не только инстинкты, но и способность

к усвоению определенного индивидуального опыта. Указывая, что скандинавских кречетов трудно хорошо выдрессировать для охоты, а кобчики вообще не поддаются дрессировке, Морган заключает: "они не наследуют способность усваивать дрессировку. Поэтому не только то, что мы называем "унаследованным", зависит от наследственности, но и то, что считается "приобретенным", во всяком случае ограничивается наследственностью". Таким образом, Морган допускает влияние индивидуального опыта на врожденное инстинктивное поведение и признает наличие переходов от инстинктов к привычкам.

Промптов (1937, 1938, 1940, 1944, 1946, 1947, 1956) четко поставил вопрос о необходимости изучения взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных компонентов при формировании поведения птиц. Им установлено, что многие видовые стереотипы поведения формируются в результате переплетения врожденных и индивидуально приобретенных компонентов. В то время как в развитии одних повадок (характер полета, передвижение по земле или ветвям, способ преследования добычи, выражение испуга и др.) ведущую роль играет врожденная, видовая основа, в развитии других актов поведения (характер пения, строительство гнезд) наблюдается сложнейшее сочетание врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения. На основании своих многочисленных исследований Промптов приходит к выводу, что инстинктивное поведение у птиц есть равнодействующее сложнейшего сочетания прирожденных и условнорефлекторных реакций.

К сходному выводу пришел Васильев (1941), изучая формирование поведения врановых птиц. По мнению автора, чисто инстинктивный акт поведения может быть наблюдаем только один раз в жизни птицы, а затем в него включается целый ряд условнорефлекторных компонентов.

Прекрасным примером взаимодействия врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании видоспецифичных актов поведения птиц является формирование песни птиц. Многочисленные исследования, проведенные рядом орнитологов начиная с XVIII в. и продолженные Скоттом (Scott, 1904), Хейнротом (Heinroth, 1924–1926), Гексли (Huxley, 1942), Крейгом (Craig, 1943), Торпом (Thorpe, 1958) и др., показали огромное значение подражания в формировании песни многих видов птиц. Объективный метод спектрографической записи песни птиц, воспитанных в разные периоды жизни в изоляции, позволили Торпу (Thorpe, 1958) детально проанализировать значение подражания при формировании отдельных элементов песни у зябликов.

Эти исследования показали наличие критических периодов, во время которых в формировании нормальной песни большое значение имеет имитация. В то же время по прошествии критического периода песня оказывается сложившейся, фиксированной.

Промптов и Лукина (Лукина, 1957), однако, показали, что птенцы различных видов птиц, выращенные в изоляции, по-разному формируют характерную для своего вида песню. Одни виды (полевой жаворонок, большая синица, пеночка-трещотка), несмотря на изоляцию, способны

формировать свою видоспецифическую песню, другим же видам для этого в той или иной степени необходима имитация.

Заканчивая обзор вопроса о взаимоотношении врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании видоспецифических, инстинктивных реакций птиц, необходимо сказать, что большинство исследователей склоняются к представлению о существенной роли индивидуально приобретенных компонентов. Большинство видоспецифических, инстинктивных реакций при своем нормальном формировании включают в себя индивидуальный опыт птицы, причем лишь немногие из них (например, реакция утенка на призывной крик утки) имеют безусловнорефлекторную природу.

Очевидно, одной из причин разногласий об изменяемости инстинктивных реакций под влиянием индивидуального опыта является то, что разные исследователи изучали акты поведения птиц, в нормальном формировании которых врожденные и индивидуально приобретенные компоненты имели различный удельный вес.

Теснейшее переплетение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в выполнении видоспецифических актов поведения, видимо, наблюдается при нахождении почтовыми голубями своей голубятни и в выборе направления при осенне-весенних миграциях перелетных птиц. Не имея возможности подробно останавливаться на этой сложной проблеме, укажем только, что многочисленные исследования с несомненностью показали огромное значение индивидуального опыта как голубей, так и перелетных птиц в нахождении правильного пути. Однако объяснение всей проблемы ориентации при помощи только одного индивидуального опыта встречает затруднения, что и вынуждает искать врожденные механизмы, принимающие участие в ориентации. Представление о роли магнитного поля земли и силы кориолиса экспериментально не подтвердилось. В настоящее время широко обсуждается и находит своих приверженцев предложенная Крамером и Мэтьюзом (Matthews, 1955) гипотеза об использовании птицами солнца в качестве "компас" для нахождения направления при перелетах. Если гипотеза о наличии у птиц "внутренних часов", при помощи которых они способны придерживаться правильного направления, ориентируясь по солнцу, несмотря на изменение его положения, окажется верной (хотя имеется и ряд не согласующихся с ней экспериментов), она все же не уменьшит значения индивидуального опыта в ориентировке птиц. Вероятнее всего, что, как и при других формах поведения птиц, ориентация при перелетах осуществляется в результате взаимодействия индивидуально приобретенных и врожденных механизмов (о которых у нас в настоящее время еще нет полного знания).

Перейдем к краткому рассмотрению особенностей более сложных форм поведения птиц. Баяндуров (1937), детально изучив условнорефлекторную деятельность голубей, показал, что у этих птиц условные рефлексы образуются с любого анализатора. Быстрее всего в его опытах вырабатывались пищевые условные рефлексы; они весьма стойки, но легко тормозятся посторонними внешними раздражителями. Внутреннее тормо-

жение у голубей характеризуется значительной лабильностью, особенно у особей возбудимого типа. У голубей можно выработать тонкую дифференцировку, причем здесь на первом месте стоит зрительный анализатор, а за ним следует слуховой.

Исследования Горшелевой (1936) и Фролова на цыплятах показали, что уже в возрасте 10 дней у них могут быть выработаны условные рефлексы; в возрасте 17 дней вырабатываются тормозные условные рефлексы; однако настоящие дифференцировки могут быть выработаны лишь в возрасте около 2 мес. Авторы отмечают большую лабильность выработанных стереотипов.

Сводка исследований, проведенных на представителях других отрядов птиц, дана в книге Промптова (1956). На основании анализа литературного материала автор приходит к выводу, что условнорефлекторная деятельность воробьиных протекает на более высоком уровне, чем у голубей и представителей других отрядов.

Сравнительно-физиологические исследования Воронина и его сотрудников показали, что по скорости образования простых условных рефлексов птицы, главным образом голуби, куры и утки, мало отличаются от рыб, кроликов, собак и даже обезьян. Однако при выработке многочисленной цепи двигательных условных рефлексов (по методике Напалкова, 1958; см. также Воронин, Напалков, 1959) у голубей удается образовать цепь из 8–9 движений, у млекопитающих — из звеньев большего числа, а у черепах лишь с большим трудом удается выработать нестойкую трехчленную цепь. Существенных различий между птицами и млекопитающими в быстроте образования тормозных условных рефлексов не удалось установить. По способности к аналитико-синтетической деятельности птицы (голуби) оказались стоящими заметно выше рыб, приблизительно на том же уровне, что и млекопитающие (кролики).

Нами (Крушинский, 1958) производится изучение сложных форм высшей нервной деятельности птиц. Изучалась способность к экстраполяции у различных птиц, которую мы рассматриваем в качестве одного из важнейших критериев зачатков рассудочной деятельности. Экстраполяция — это определение закономерности изменения некоторой величины в будущем на основе знания закономерности ее изменения в прошлом.

Принцип опыта заключается в том, что пищевой раздражитель движется прямолинейно с постоянной скоростью; первоначальный отрезок движения происходит на виду у птицы, которая имеет возможность подкармливаться отдвигающимся пищевым раздражителем. Продвинувшись на определенное расстояние, пища исчезает из поля зрения животного, что достигается тем, что какой-нибудь предмет (ширма, туннель, надвигающаяся на корм крышка) предотвращает возможность последующего зрительного восприятия раздражителя. Задача опыта — выяснить, способны ли животные экстраполировать направление движения пищевого раздражителя, после того как они перестают воспринимать его своим рецепторным аппаратом.

Проведенные нами исследования показали, что наименьшей способностью к экстраполяции обладают голуби и утки, промежуточное поло-

жение занимают куры и хищные птицы (пустельга, осоед, коршун, канюк). Наилучшей способностью к экстраполяции обладают, несомненно, врановые птицы (грачи, сороки, вороны). По своей способности к экстраполяции врановые птицы значительно превосходят грызунов (кроликов, зайцев, крыс) и находятся на одном уровне с кошками и собаками¹.

Таким образом, между представителями различных отрядов птиц имеются большие различия в той именно функции мозга, которая лежит в основе зачатков рассудочной деятельности.

О высоко развитой высшей нервной деятельности врановых птиц (и попугаев) говорят исследования Келера и Хассмана. Так, сойку можно обучить выбирать маленький квадрат с определенным числом точек на нем, если дать ей предварительно осмотреть большой квадрат с тем же числом точек, служащий "ключом" для выбора.

Эти исследования показывают, что некоторые отряды или семейства птиц по уровню высшей нервной деятельности, очевидно, не уступают многим семействам млекопитающих. Хорошее развитие высшей нервной деятельности птиц выступает особенно ярко, когда используются критерии, позволяющие оценить физиологические элементы зачатков рассудочной деятельности животных.

В настоящее время, безусловно, наступила пора для пересмотра положения, высказанного ранее Херриком (Herrick, 1924): птицы, обладая хорошо развитыми инстинктами, в то же время стоят на низком уровне развития элементов рассудочной деятельности. Одним из поводов для такой оценки высшей нервной деятельности птиц послужил факт слабого развития у них корковых нейронов. Однако Светухина (1959) показала сильное развитие полосатого тела в мозге птиц, особенно врановых. В связи с этим возникает интереснейший вопрос эволюционной морфофизиологии: каким образом полосатое тело обеспечивает своей функцией высоко развитую высшую нервную деятельность птиц? Изучение поведения птиц параллельно с изучением строения их мозга в ближайшие годы должно принести ценные сведения для познания путей эволюционирования этого интереснейшего класса позвоночных животных.

¹Однако слишком сильное напряжение экстраполяционных рефлексов нередко приводит у врановых птиц к развитию невротических состояний, что проявляется в виде боязни обстановки опыта.

ПОВЕДЕНИЕ ВОЛКОВ*

Волки являются животными, которые с незапамятных времен вступили в крупный конфликт с человеком. Основной урон они наносят домашним животным. И этот урон может быть значительным. Вопрос об опасности волков для человека не так прост, однако он должен быть поставлен со всей ясностью. Детальные исследования, проведенные в Северной Америке на популяции волков, живущих на Королевских островах (Isle Royal National Park) привели к совершенно определенному выводу о том, что лесной волк Североамериканского континента не представляет опасности для человека (Mech, 1970).

Тщательный разбор каждого случая якобы произошедшего нападения волков на людей не подтвердился. Однако общее мнение о совершенной безопасности волков Американского континента для людей частично распространяется и на волков Евразии. В нашей печати нередко проскальзывают указания о нападении волков на людей; некоторые сведения вызывают сомнение. Факты достоверных, но редких случаев нападения небешеных волков на людей (чаще всего детей) отмечены рядом специалистов, хорошо знающих волков. Автор этих строк встретился в естественных условиях с двумя достоверными случаями неспровоцированного нападения волков на людей. Ранения, нанесенные одним из этих волков человеку, а также шкуры убитых зверей, мной рассмотрены. Однако мозг хищников не был подвергнут лабораторному анализу, поэтому нельзя быть уверенным, что это были здоровые, а не бешенные волки.

Имеются ли основания для того, чтобы допустить возможность нападения здорового волка на человека? Можно утверждать, что врожденные предпосылки для такого нападения существуют.

На основании этологических исследований И. Скотт и И. Фуллер (Scott, Fuller, 1965) приходят к выводу, что поведение волков и собак принципиально различается не очень сильно. В общем сходно и их оборонительное поведение. Как у тех, так и у других наблюдается очень большая изменчивость отношения к человеку.

Как у собак, так и у волков проявляется как агрессивное (активно-оборонительное), так и трусливое (пассивно-оборонительное) поведение по отношению к незнакомому человеку. Степень выраженности обоих компонентов оборонительного поведения обуславливается по меньшей мере тремя факторами. Во-первых, генотипическими факторами, во-вторых, условиями воспитания, в-третьих, поведением человека при встрече с собакой или волком. У тех и других механизм осуществления оборонительного поведения определяется количественным соотношением выраженности реакции агрессии и степени боязни человека. Обе эти реакции находятся в неустойчиво-сбалансированном состоянии.

* Поведение волка // Волк. М.: Наука, 1980. С. 6—14 (Виды фауны СССР и сопредельных стран).

У волков, выращенных в вольерных условиях, доминирует пассивно-оборонительная реакция: большинство волков при подходе к вольере незнакомого человека отходят в ее задний угол. Волки, живущие в естественных условиях, как правило, боятся человека и стараются избегать его (Крушинский, 1960).

И.П. Павлов и М.К. Петрова сравнили агрессивное и пищевое поведение у собаки с двумя чашами весов. Чем больше "груза" т.е. чем сильнее выражено агрессивное или пищевое поведение, тем больше перевешивает та или другая чаша весов.

Такая же зависимость наблюдается и между активно- и пассивно-оборонительными реакциями. У волков, как правило, пассивно-оборонительный "груз" перевешивает, блокируя тем самым реакцию агрессии. Если приучать отловленного в естественных условиях волка к человеку, т.е. находиться по несколько часов в вольере, в которой он сидит, то через 2–3 мес волк перестает бояться человека. По мере угасания боязни человека у волка начинает проявляться агрессия к заходящему в вольеру человеку. В этот период приучения зверь становится опасным. Поэтому рядом с вольерой обязательно должен находиться второй человек, который в случае необходимости примет меры для отпугивания волка. Через несколько месяцев происходит угасание агрессивной реакции. Волк приветствует подходящего к нему человека, дает себя гладить. Процесс приучения волка к человеку закончен (Woolpy, Ginsburg, 1967).

Что представляют собой европейские волки по комплексу оборонительного поведения?

Волки, воспитанные в нашем виварии (МГУ), в щенячьем возрасте проявляют ту или другую степень пассивно-оборонительной реакции, которая довольно быстро затухает по отношению к тем лицам, которые общаются с волчатами. Однако у большинства волков боязнь незнакомого человека сохраняется и во взрослом состоянии. Что касается реакции агрессии по отношению к незнакомому человеку, то ее удается обнаружить далеко не у всех животных. Из 22 волков, воспитанных в нашем питомнике, явно выраженная агрессия по отношению к незнакомому человеку проявлялась в 2-летнем возрасте у 6 животных; у 7 ее не было; у 9 волков эта реакция была слабо выражена. Из шести агрессивных животных только у одного практически не было трусости. В то же время этот волк всегда стремился напасть на незнакомого человека. К знакомым людям он относился "терпимо", но всегда надо было быть готовым, что он проявит реакцию агрессии.

Несмотря на небольшую выборку, приведенные данные дают основание сделать вывод, что 30% волков средней полосы России обладают возможностью к нападению на человека. Не нападают они на людей, несомненно, только потому, что у всех волков, живущих в естественных условиях, имеется мощный блок, который купирует их агрессию: это пассивно-оборонительная реакция, врожденная боязнь человека.

Боязнь человека является тем самым блокирующим агрессию фактором, который обеспечивает безопасность человека от нападения на него

волков. Однако при встрече человека с волком могут создаться такие условия, при которых пассивно-оборонительный блок может не затормозить реакцию агрессии.

Это может произойти по многим причинам. Во-первых, волки боятся далеко не всякого человека. Более всего они боятся мужчин, меньше женщин и почти не боятся детей. Это мы постоянно наблюдаем на волках нашего вивария. Во-вторых, очень большую роль играет поведение человека, встретившегося с волком. Если человек (даже мужчина) убегает или уходит от волка, последний перестает бояться его или, вернее, начинает бояться меньше. И вот в этот момент может проявиться реакция агрессии волка. Это очень хорошо видно на наших полуручных волках. Единственная неспровоцированная попытка нападения на меня агрессивного волка, с которым я имел контакт, произошла тогда, когда я шел по вольере и волк оказался у меня за спиной. Он подошел сзади и укусил меня за ногу. Но стоило повернуться к нему и сделать в его сторону несколько шагов, как волк отскочил. Однако, когда я стал отходить, волк сделал агрессивный выпад на меня.

Но ведь в естественных условиях, в которых волки, несомненно, боятся людей, может создаваться такая ситуация, когда ребенок (которого волки почти не боятся), увидев волков, побежит. В этом случае пассивно-оборонительный блок агрессии ослабнет или окажется полностью снят, и волк, особенно если он агрессивен, может, несомненно, броситься на ребенка. Если учесть, что голод и необходимость добывания пищи для выводка могут усилить реакцию агрессии, то возможность нападения волков на людей, особенно детей, должна быть оценена как вполне реальное событие.

Все сказанное выше относится к рассмотрению возможного механизма проявления и выражения оборонительных реакций у волков, исследованных при вольерном содержании этих животных. Но оно, к сожалению, согласуется с теми фактами, которые встречаются в реальных условиях, когда дикие волки сталкиваются с местным населением.

В настоящее время мы не можем закрывать глаза на случаи нападения здоровых волков Евразии на людей. К счастью, эти случаи редки, но реальные.

Наиболее обстоятельный материал, основанный на документальных данных, о нападении волков на людей дан М.П. Павловым (1965). Тщательный анализ привел его к выводу, что чаще всего волки нападают на детей. Это старые волки либо животные, потерявшие зубы при освобождении из капканов. Нападения на людей происходят в основном в периоды, когда источники питания оказываются весьма суженными.

Хороший знаток экологии и поведения волков в естественных условиях В. Козлов (1968) также ясно указал, что волки избегают человека и, как правило, не нападают на него. Однако редкие случаи, являющиеся исключением, тем не менее существуют. Небешеные волки нападают на людей! Этот автор указывает, что, к сожалению, причины, вызывающие эти случаи, не выяснены. На возможность нападения здоровых волков на людей указывает и М. Зверев (1980).

По нашему мнению, проведенный анализ механизма рефлекторного осуществления оборонительного и хищнического поведения волков приближает к объяснению этих случаев. Комбинация резко выраженной агрессии и слабо выраженной трусости у хищника при встрече с ребенком вполне может вызвать реакцию нападения.

Я говорил о возможности нападения волков на детей как о наиболее подходящем объекте для нападения. Но при резко преобладающей агрессии над слабо выраженной трусостью нападение волка в естественных условиях вполне возможная вещь, и не только на ребенка, но и на взрослого человека, особенно в том случае, если он проявит признаки страха.

Я рассмотрел сейчас вопрос о возможности нападения здорового волка на человека и пришел к выводу о несомненной потенциальной опасности волка для человека. Но, помимо этого, бешеные волки являются в период вспышки этой инфекции постоянной и страшной угрозой для людей.

Поэтому, кроме того очевидного вреда, который волки приносят сельскому хозяйству, мы обязаны ограждать сельских жителей от "волчьей опасности". Будь то бешеные или здоровые животные, они, несомненно, представляют реальную опасность. Даже если эта опасность угрожает людям редко, должны быть приняты меры к ее устранению. И единственный вывод, который должен быть сделан, – это уменьшение численности волков, но не полное их уничтожение. Ведь медведь, убивающий домашний скот и иногда нападающий на людей, не объявлен хищником, подлежащим уничтожению. Даже более того, приняты меры к ограничению охоты на него. А тигры, также представляющие несомненную опасность для человека и сельскохозяйственных животных, находятся под строгой охраной.

Волки, помимо вреда, который они наносят сельскому хозяйству, и небольшой опасности, которую они представляют для человека, могут оказывать благотворное (оздоровительное) влияние на популяции копытных животных (Mech, 1970).

Поэтому я присоединяюсь к мнению Д.И. Бибикова, К.П. Филонова (1980) о необходимости регулирования численности волков даже в заповедниках под строгим контролем научно-исследовательских учреждений. Что касается не заповедной территории, то в каждом природно-экономическом районе, очевидно, должен быть специфический подход.

Несомненно, в густонаселенных районах с интенсивным разведением сельскохозяйственных животных волк должен быть истреблен в максимальной степени. Однако в районах с редким населением, в которых по географическим условиям нет интенсивного животноводства и имеются плотные популяции копытных животных, едва ли необходимо полное истребление волков. Они, сокращая плотность населения копытных, уменьшат возможность появления инфекций и инвазий среди них.

Таким образом, "проблема волка" должна решаться в каждом случае

конкретно, применительно к данному району. Несомненно, в случае поступления сигнала о нападении или даже попытки нападения волков на людей должны быть приняты экстренные меры. В этом случае вопрос должен решаться так же, как он решается при появлении людоедов — медведей или тигров.

В заключение необходимо сказать еще раз о чрезвычайно большой пластичности поведения волков. В основе этой пластичности, помимо весьма развитой дистантной рецепции, с нашей точки зрения, лежат два весьма сбалансированных механизма. С одной стороны, несомненно, система оборонительного поведения волков. Их пассивно-оборонительный рефлекс лежит в основе той огромной осторожности, которая так характерна для волков. Пассивно-оборонительная реакция в комплексе с чрезвычайно развитым ориентировочным рефлексом обуславливает боязнь волками всякой "новизны" в среде их обитания. Этот рефлекторный комплекс обеспечивает избегание волками различных орудий отлова, что затрудняет борьбу с ними.

У волков довольно высоко развита рассудочная деятельность, которая в результате проведенных в нашей лаборатории исследований, видимо, может быть оценена несколько выше, чем у собак. Это свойство высшей нервной деятельности дает возможность волкам быстро оценивать сложившуюся ситуацию и принимать наиболее рациональную тактику выбора решения. Наличие хорошо развитой рассудочной деятельности является, несомненно, одним из факторов, способствующих быстрому перенятию традиций, что является важным условием для сотрудничества и взаимопомощи (Крушинский, 1977).

Рассматривая формы поведения, которые имеют ведущее значение в борьбе за существование волков, мы выделяем на первое место их общественный инстинкт. Благодаря этому инстинкту происходит семейное объединение волков в сообщество, которое имеет огромное преимущество по сравнению с одиночным образом жизни. Оборонительный комплекс поведения, о котором говорилось выше, создает надежную систему избегания человека — своего злейшего врага и тех орудий лова, которые используются человеком в борьбе с волками.

Агрессия, помимо уменьшения числа драк в иерархическом сообществе этих животных, играет несомненную роль в завершающей фазе нападения волков на крупных и опасных копытных животных. Однако пассивно-оборонительный рефлекс создает постоянный баланс между неудержимым стремлением к нападению и соблюдением необходимой осторожности при этом, особенно если оно осуществляется на животных, имеющих смертоносное оружие защиты.

Достаточно развитая рассудочная деятельность у волков является тем постоянно коррегирующим фактором, который обуславливает наиболее адекватный выбор решения в каждый момент жизни и борьбы за существование этих животных.

ГЕНЕТИКА И ФЕНОГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ*

Генетические исследования поведения имеют существенное значение для ряда областей биологии и медицины. Во-первых, они должны быть той базой, на которой только и могут развиваться некоторые области физиологии высшей нервной деятельности. Учение об индивидуальных различиях высшей нервной деятельности (в том числе учение о ее типах) и выяснение относительной роли врожденных и индивидуально приобретенных компонентов поведения невозможны без генетического анализа. Вполне понимая это, И.П. Павлов создал в Колтушах лабораторию генетики высшей нервной деятельности.

Во-вторых, генетика дает возможность при помощи скрещиваний разъединять и соединять в гибридном потомстве те и другие особенности поведения с различными морфофизиологическими свойствами организма и выяснять корреляционные зависимости между теми и другими. Это открывает новый тонкий метод изучения зависимости формирования поведения от морфофизиологических свойств организма, который невозможен при помощи современного хирургического или физиологического метода.

В-третьих, изучение генетики поведения имеет большое значение для ряда проблем эволюционного учения. Генетически обусловленные особенности поведения животных играют роль в структуре популяций. Наследственные различия в поведении обуславливают образование изолированных популяций различной численности, что имеет большое значение для темпа эволюционного процесса.

В-четвертых, изучение генетики поведения животных важно для отыскания новых методов наиболее рационального одомашнивания хозяйственно полезных животных. Это имеет особенно большое практическое значение для пушно-звероводческих хозяйств.

В-пятых, генетика поведения необходима для создания экспериментальных моделей нервных болезней. У мышей описано несколько десятков неврологических наследственных болезней, которые изучаются в качестве экспериментальных моделей болезней человека. Генотипически обусловленная модель эпилепсии широко изучается на грызунах во всех странах. В 1961 г. этому вопросу был посвящен интернациональный коллоквиум во Франции.

Генетические исследования особенностей поведения начались вскоре после вторичного открытия законов Менделя. Накопившийся к настоящему времени материал показывает, что многие особенности поведения наследуются по законам Менделя, однако в большинстве случаев ряд факторов изменяет картину их наследования.

Для генетических исследований поведения удобной моделью оказались оборонительные реакции у животных. Этому вопросу посвящен ряд исследований.

*Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 281—301.

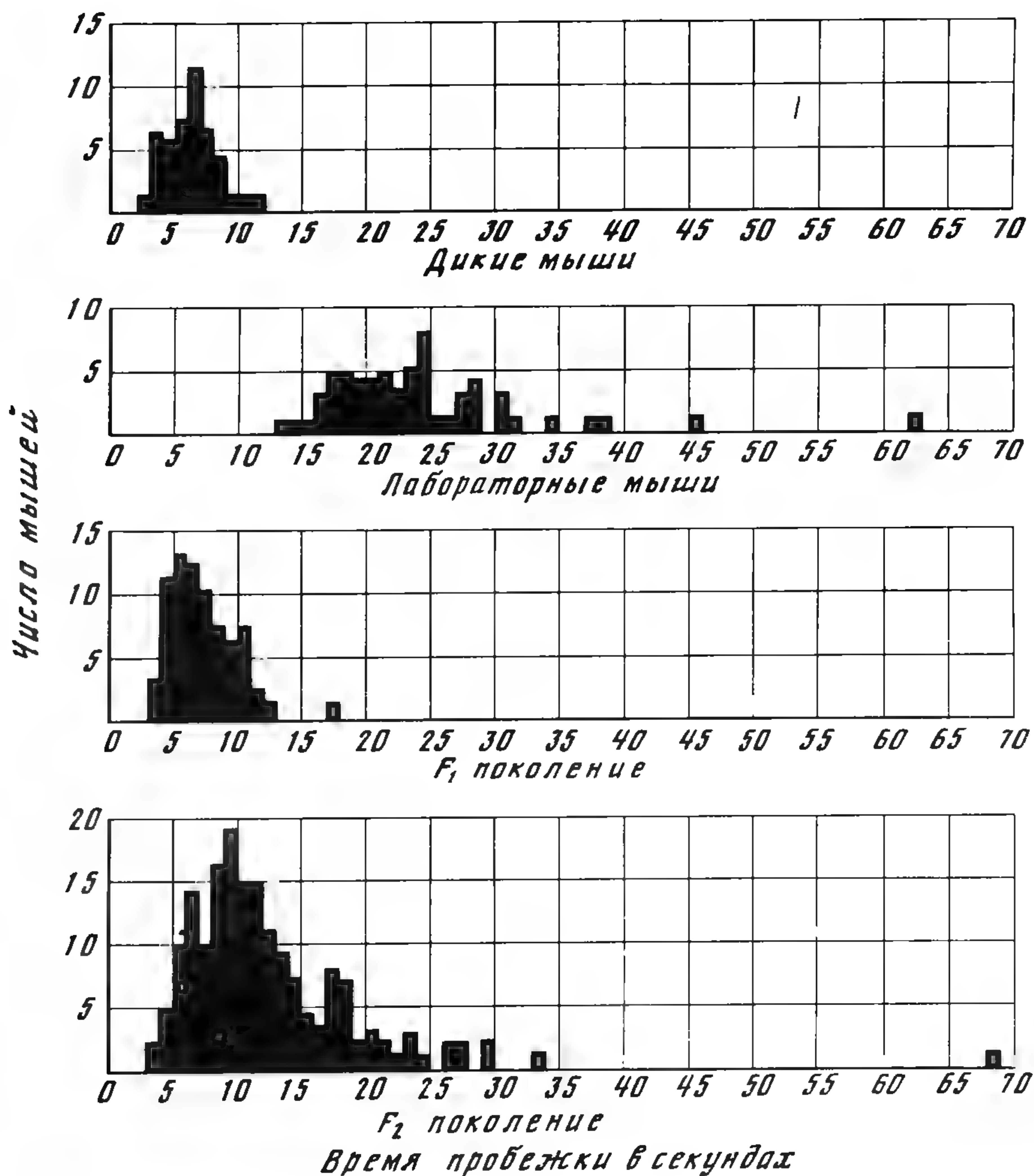


Рис. 1. Наследование пугливости у мышей

В 1932 г. Давсоном были проведены исследования способа наследования резко выраженной пугливости диких мышей по сравнению со слабой выраженностью этого признака у лабораторных мышей. Всего было исследовано 3376 особей. Использовался объективный метод регистрации: время пробежки по коридору (длиной 24 фута) при пугании мыши передвигающимся движком. Предварительное исследование выявило высокую корреляцию ($r = +0,92 \pm 0,003$) между отдельными испытаниями одних и тех же мышей, указывающую на значительную стабильность изучаемых признаков поведения. Среднее время пробежки для диких мышей составляло 5 с, для домашних — 20 с.

В первом поколении наблюдалось почти полное доминирование пугливости диких мышей. Среди особей второго поколения значительно увеличилась вариабельность в степени пугливости (рис. 1) по сравнению с F_1 . На основании своего исследования Давсон пришел к выводу, что различие в пугливости между дикими и домашними мышами определяется двумя или тремя генами. Практически все дикие мыши гомозиготны по этим доминантным генам. Помимо основных генов, определяющих степень пугливости родительского поколения, на формирование изучаемых признаков оказывают влияние несколько модификаторов.

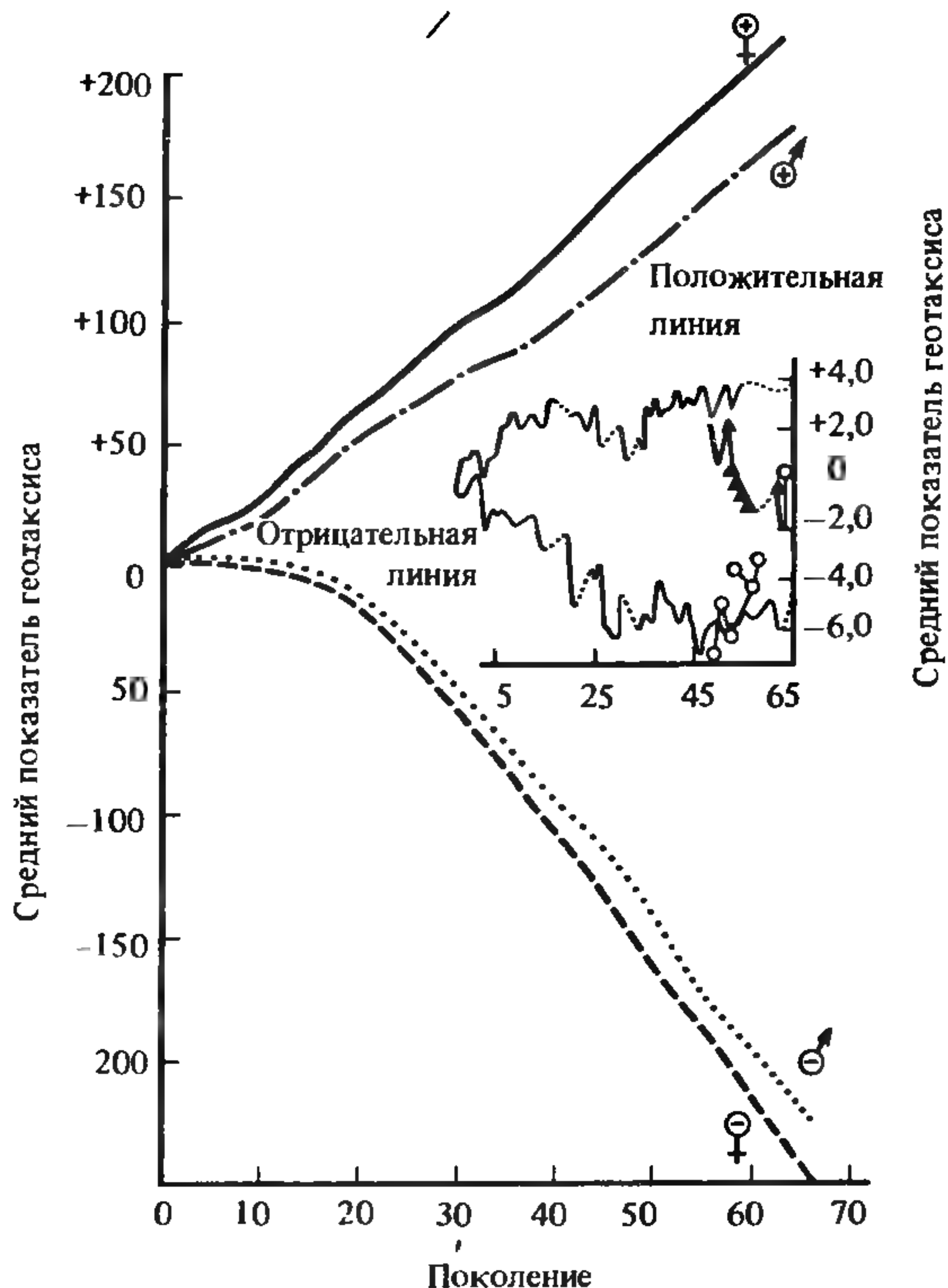
Это исследование показало наследование особенностей поведения по законам Менделя, однако оно в то же время проиллюстрировало, что это наследование осуществляется, как и в случае большинства количественных различий между признаками, при участии полимерных генов. Наследуемость особенностей поведения по тем же законам, по каким наследуются морфологические признаки, ясно указывает, что эволюция поведения осуществляется в результате естественного (или искусственного) отбора наследственных изменений. На это указывал еще Ч. Дарвин в главе об инстинктах в "Происхождении видов". В настоящее время накопился значительный материал, подтверждающий воззрения Дарвина по этому вопросу.

В качестве примера, показывающего роль селекции в изменении характера поведения, могут быть приведены работы по геотаксису у *Drosophila melanogaster*. На рис. 2 приведены результаты селекции по изменению геотаксиса. Селекция в течение 65 поколений привела к дивергенции: были созданы линии с ясно выраженным положительным и отрицательным геотаксисом. Обратная селекция (проводившаяся между 52-м и 64-м поколением) повела к изменению характера геотаксиса. На основании гибридологического анализа авторы приходят к выводу о полигенной природе произошедших изменений в поведении мух, которые зависят от генов, расположенных в аутосомах и X-хромосоме.

Наряду с гибридологическим анализом различий в особенностях поведения очень существен фенотипический метод, позволяющий устанавливать механизм наследственного осуществления генотипически обусловленных признаков. Примером простой зависимости наследования различных особенностей поведения от морфологических признаков является выбор температурного оптимума у мышей. Так, например, в работах Гертера было показано, что дикие мыши и альбиносы выбирают различную температуру во время отдыха. Оказалось, что температурный оптимум диких мышей – $37,36^\circ$, белых – $34,63^\circ$. Обнаружена простая картина наследования этого оптимума. Изучение показало, что температурный оптимум определяется густотой меха и толщиной эпидермиса на коже живота мыши. У белых мышей густота меха меньше, чем у диких (число волосков на единицу площади 45:70, а толщина эпидермиса больше – отношение 23:14). Особенно ясная зависимость установлена между температурным оптимумом и густотой шерсти. У гибридов F_1 температурный оптимум близок к оптимуму белых мышей: он равен $34,76 \pm 0,12^\circ$, густота шерсти – 43,71 волоска на единицу площади.

Рис. 2. Результат селекции на положительный и отрицательный геотаксис у *Drosophila melanogaster* (суммарные кривые)

В уменьшенном масштабе приведены результаты обратной селекции (селекция мух с наиболее отрицательным геотаксисом в положительной линии и наиболее положительным в отрицательной линии). Жирные кривые — селекция на отрицательный геотаксис; тонкие — на положительный. Точками обозначены участки кривой, отображающие поколения, по которым отсутствуют данные (по Эрленмайер-Кимлинг и др., 1962)



При обратном скрещивании ($F_1 \times$ дикие мыши) произошло расщепление на две группы. У одной группы оптимум соответствовал таковому у белых мышей ($+34,56^\circ \pm 0,12$) при густоте меха 52,7 волоска, в другой группе температурный оптимум был близок к оптимуму диких мышей ($37,1^\circ$); у этой группы число волосков на единицу площади составляло 70,94. Воспитывая мышей при различной температуре, Гертер пришел к выводу, что, помимо наследственно обусловленной толщины эпидермиса и густоты шерсти, определяющих температурный оптимум, наблюдается и модификационное приспособление каждой мыши к той температуре, в которой она воспитывается. Это модификационное приспособление может изменить характерный для данной особи оптимум выбора места отдыха. Этот пример ясно показал зависимость формирования адаптационной реакции поведения от генотипически обусловленных морфологических признаков организма.

Примером, в котором при помощи генетического метода удалось отдифференцировать наследование типа поведения от наследования морфологических признаков, явилась работа Мазинг по изучению фотореакции у *Drosophila melanogaster*. Исследование показало, что путем отбора в течение 26 поколений не удалось выделить линию, в которой бы все особи реагировали или не реагировали на свет. Это указывает на неполное проявление генов, обуславливающих разную активность мух

по отношению к свету. Мухи с редуцированными глазами (Bar, Bar eyeless) реагируют на свет, однако реакция у них замедленная. Среди безглазых особей из линии eyeless встречаются мухи, которые оказываются активно реагирующими на свет. Это показало, что глаза не являются единственным рецептором, воспринимающим свет. Резкое ослабление фотореакции, отмеченное у мух с редуцированными крыльями, давало основание предположить, что фоторецепторы расположены на крыле. Опыты с обрезанием крыльев у мух из линии, активно реагирующей на свет, привели к значительному ослаблению положительного фототаксиса. Это подтвердило предположение о значительной роли поверхности крыльев в осуществлении фотореакции мух. Однако генетический анализ показал, что это, очевидно, не так. Система генетического анализа проводилась таким образом, что мухи vestigial скрещивались с нормальной линией мух, активно реагирующей на свет. Положительный фототропизм оказался полностью доминантным признаком. Мухи vestigial, появляющиеся в F₂, скрещивались опять с нормальными мухами. После 17 поколений "вкрещиваний" гена vestigial в нормальную линию, когда генотипическая среда гена vestigial была практически заменена генотипом нормальных мух, оказалось, что мухи с редуцированными крыльями стали активно реагировать на свет. Это показало, что слабая фотореакция мух vestigial определяется нередуцированностью крыльев. Данное исследование подтвердило взгляд некоторых энтомологов, что восприятие света осуществляется всей поверхностью тела, а не связано специфически с глазами или с поверхностью крыла.

Примером очевидной зависимости наследственно обусловленного поведения от различий активности половых желез могут служить исследования Мак-Гилла и Бляйта, в которых было показано, что наступление времени половой активности самцов, приводящее к спариванию после предыдущего спаривания (с закуляцией), чрезвычайно различно в разных линиях мышей. У мышей линии C57BL/6 это время составляло в среднем 96 ч, а в линии DBA/2 – 1 ч. Быстрое восстановление половой активности доминантно. При обратном скрещивании F₁ × C57 BL/6 время восстановления половой активности равнялось в среднем 12 ч; при этом наблюдалась большая вариация, указывающая на расщепление по этому признаку.

При изучении оборонительных реакций удалось обнаружить зависимость наследственного осуществления признаков поведения от различного функционального состояния организма. Исследования, проведенные на собаках, показали, что пассивно-оборонительная реакция (пугливость, трусость), проявляющаяся по отношению к различным внешним факторам, обусловлена генотипом.

В наших работах изучалось оборонительное поведение у собак по отношению к человеку. У взрослых собак при одинаковых условиях это свойство является довольно константным. Коэффициент корреляции между двумя оценками, сделанными с промежутком 1–2 года, равен $+0,87 \pm 0,04$. Материалом для генетического исследования послужили две группы собак: первая группа (224 особи) состояла в основном из

немецких овчарок и эрдельтерьеров, воспитанных в разнообразных условиях (питомники и частные лица); вторая группа включала 89 собак, в основном беспородных. Все собаки этой группы воспитывались в условиях питомника Института физиологии им. И.П. Павлова в Колтушах. Проведенное исследование показало, что боязнь человека у собак — генотипически обусловленный признак, имеющий доминантный или неполностью доминантный характер наследования. Проявление и выражение этого свойства поведения находится в большой зависимости от ряда условий.

Другая оборонительная реакция, активно-оборонительная (реакция агрессии или злобности по отношению к незнакомому человеку), исследовалась нами на 121 потомке, полученном от разных типов скрещиваний. Критерием агрессивного поведения являлось хватание зубами протянутого собаке незнакомым человеком предмета. Все собаки по этому признаку делятся на две альтернативные группы. Коэффициент корреляции, вычисленный между отдельными оценками этого признака с промежутками 1—2 года ($r = +0,79 \pm 0,04$), иллюстрирует довольно большую константность проявления этого признака поведения. Проведенный анализ указывает на генетическую обусловленность этой особенности поведения, имеющей доминантный характер наследования.

Скотт в 1964 г. опубликовал работу по наследованию реакции лая у различных пород собак. Им установлены большие различия между отдельными породами. Наибольшие различия обнаружены между коккер-спаниелями, которые лают очень часто, и бейсенджи (африканские охотничьи собаки), которые почти не лают. Автор объясняет найденные различия разным порогом реакции собак на внешние раздражители. У спаниелей он очень низок, у бейсенджи высок. Гибриды F_1 по своей реакции лая близки к спаниелям. Это указывает на доминантный характер наследования данного свойства. Характер расщепления гибридов показал, что найденные различия легче всего объяснить наличием одного доминантного гена, обуславливающего низкий порог реакции лая на внешние раздражители. Однако, помимо наследования основного гена, на формирование данного признака поведения оказывают влияние большое количество модификаторов и внешние условия.

Пассивно- и активно-оборонительная реакции наследуются независимо. Если они проявляются у одной и той же особи, то формируется своеобразное злобно-трусливое поведение. При резком выражении один из этих компонентов поведения может полностью подавить проявление другого. Это было показано применением гибридологического анализа с параллельным использованием фармакологических препаратов, меняющих степень выражения отдельных компонентов оборонительного комплекса злобно-трусливых собак.

Анализ наследственного осуществления оборонительных реакций поведения показал, что их проявление и выражение находятся в большой зависимости от степени общей возбудимости животного. Оказалось, что генетически обусловленные реакции поведения могут не проявиться в фенотипе животного при малой его возбудимости. Однако потомство,

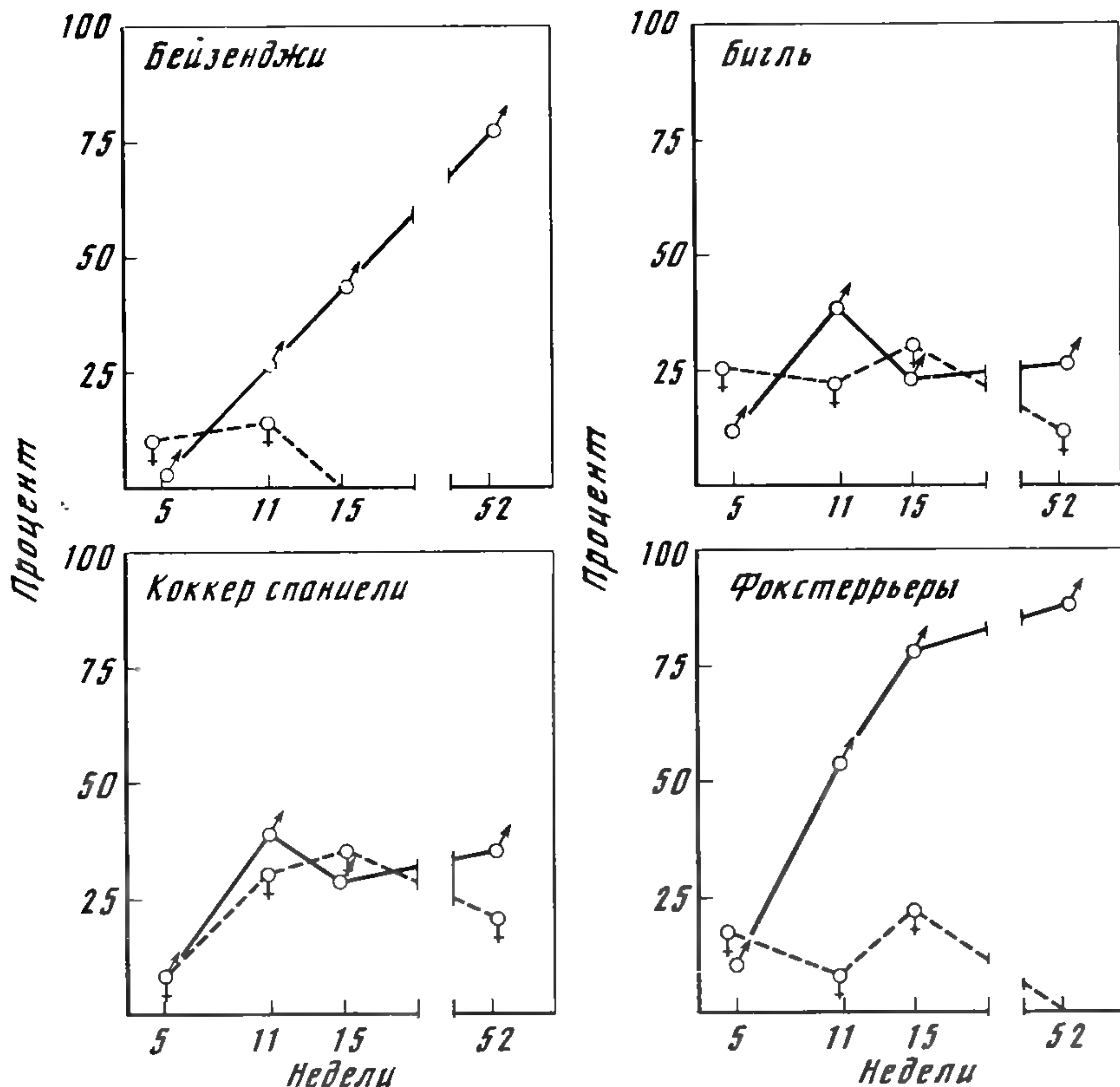


Рис. 3. Формирование с возрастом различной степени "преобладающего" поведения одного пола над другим у собак разных пород

По оси абсцисс — возраст собак; по оси ординат — процент преобладающего поведения собак одного пола над другим, вычисляемого на основании времени завладения костью, даваемой двум разнополым собакам, находящимся в помещении для испытания в течение 10 мин (по Павловскому, Скотту, 1956)

полученное при скрещивании таких животных с возбудимыми особями, проявляет ясно выраженное оборонительное поведение.

Повышенная возбудимость наследуется, как это было показано на разных животных, как доминантный или неполностью доминантный признак. У собак повышенная возбудимость наследуется как доминантный или неполностью доминантный признак. Повышенная двигательная активность крыс является генотипически детерминированным признаком и наследуется в качестве неполностью доминантного признака. У кур породы леггорн, по данным Головачева, порог долгосрочной возбудимости (реобазы) двигательных нервных волокон седалищного нерва превосходит таковой у кур породы австролорп и является доминантным признаком, зависящим от ограниченного числа генов.

Зависимость проявления трусливого поведения у собак от разной степени возбудимости можно проиллюстрировать на примере скрещивания немецких овчарок с гиляцкими лайками. Маловозбудимые нетрусливые гиляцкие лайки были скрещены с возбудимыми нетрусливыми немецкими овчарками. Все потомки этого скрещивания ($n = 25$) обладали повышенной возбудимостью и резко выраженной трусостью (рис. 3). В этом скрещивании генотипически обусловленная пассивно-оборонительная реакция была унаследована от гиляцких лаек, у которых она не проявлялась из-за недостаточно высокой возбудимости их нервной системы. Наличие у них подпороговой пассивно-оборонительной реакции было доказано искусственным повышением возбудимости их нервной системы. После введения кокаина у гиляцких лаек проявилась пассивно-оборонительная реакция. Но не только проявление, но и степень выражения наследственно обусловленной реакции поведения животных находится в зависимости от степени общей возбудимости их нервной системы. Изменяя состояние возбудимости нервной системы, можно изменять и выражение оборонительных реакций поведения. При повышении степени возбудимости в результате введения фармакологических или гормональных препаратов (гормона щитовидной железы) параллельно с увеличением возбудимости происходит и усиление оборонительного поведения. И наоборот, удаление щитовидной железы, уменьшающее степень возбудимости животного, приводит к ослаблению оборонительных реакций.

Зависимость проявления и выражения генов, определяющих данные формы поведения, от генотипически детерминированной активности желез внутренней секреции была изучена нами на примере наследования пугливости диких (норвежских) крыс при скрещивании их с лабораторными крысами. При использовании в качестве теста быстроты пробежки 6-метрового коридора при пугании крысы звуковым раздражителем было установлено, что пугливость диких крыс почти полностью доминировала у гибридов F_1 . При обратном скрещивании ($F_1 \times$ лабораторные альбиносы) происходило ясное расщепление. Дикie (норвежские) крысы имеют по сравнению с лабораторными относительно больший вес надпочечников за счет более сильно развитого кортикального слоя. У гибридов F_1 относительный вес надпочечников до 3-месячного возраста оказался промежуточным между размером надпочечников родителей. В более старшем возрасте относительный размер надпочечников приближается к размерам надпочечников лабораторных крыс. К этому возрасту уменьшается повышенная возбудимость и пугливость гибридов F_1 . Удаление надпочечников, а также гипофиза, приводящее к редукции надпочечников, приводило к ослаблению или даже полному устранению пугливости у полуторамесячных гибридов F_1 . Это ослабление пугливости происходило на фоне резкого снижения общей возбудимости. Таким образом, помимо наследования генов пугливости диких крыс, происходит, видимо, наследование повышенной функциональной активности коры надпочечников, которая обуславливает повышенную возбудимость гибридов F_1 . Этот пример иллюстрирует наличие некоторых генотипически обусловленных

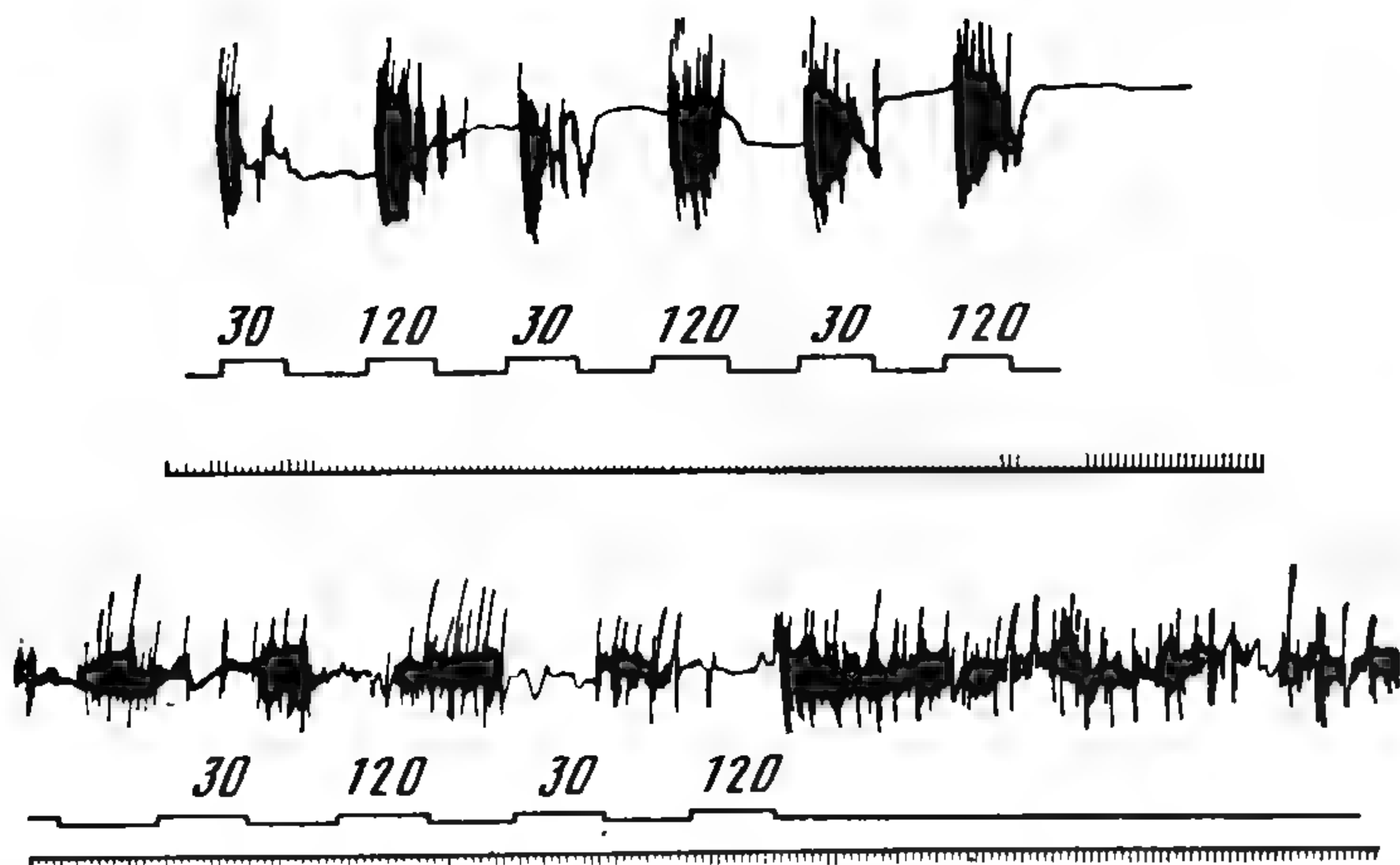


Рис. 4. Затяжное двигательное возбуждение крысы после звуковой экспозиции (нижний рисунок) и его отсутствие (верхний рисунок)

Нижняя кривая — отметка действия раздражителей (20 — слабый, 130 — сильный); верхняя кривая — запись двигательной активности животного (по Савинову и др., 1964)

морфофизиологических взаимоотношений, которые обуславливают наследственное осуществление признаков поведения.

Биохимический анализ наследственного осуществления оборонительного поведения и степени общей активности у мышей проводится Масом. В этом исследовании изучались две линии мышей: C57 BL/10 и BALB/C. Мыши первой линии проявляют большую активность, меньшую пугливость и более высокую степень агрессивности по отношению к особям своего вида, чем мыши второй линии. Исследовалось содержание серотонина (5-гидрокситриптамин) и норадреналина — медиаторов возбуждения нервной системы. Исследование показало, что в стволе мозга (мост, средний и промежуточный) у линии C57 BL/10 содержится меньше серотонина, чем у BALB/C. У первых — $1,07 \pm 0,037$ мг/г, у вторых — $1,34 \pm 0,046$ мг/г; разница статистически достоверна: $P < 0,01$). Достоверных различий в содержании норадреналина не обнаружено. Уровень содержания серотонина в определенных отделах мозга (особенно в гипоталамусе) играет роль в "эмоциональном" поведении животного. Опыты с введением фармакологических препаратов, которые меняют различные звенья обмена серотонина, показали, что найденные генетические различия в содержании серотонина у обеих линий мышей связаны с различными механизмами связывания этого нейrogормона нервной тканью. У мышей линии BALB/C происходит более быстрое освобождение серотонина нервной тканью, чем у мышей линии C57 BL/10. Эти исследования интересны в том отношении, что указывают новые пути возможной биохимической реализации генотипа в формировании особенностей поведения.

Как ни велико значение гуморальных факторов и взаимоотношения отдельных физиологических систем в наследственном осуществлении

признаков поведения, однако определенный тип поведения детерминирован уже на клеточном уровне. Уайтингом в 1932 г. описаны различия в половом поведении паразитических ос *Nabrobracon*. Самки этих ос парализуют жалом личинок мельничной огневки *Ephestia*. Самцы не реагируют на личинок *Ephestia*, а ухаживают за самками *Nabrobracon*. Такое половое различие в поведении обусловливается хромосомным набором клеток мозга. Это видно из того, что половые мозаики ведут себя по отношению к *Ephestia* в зависимости от генетической конституции мозга, а не в зависимости от половых желез. В том случае, если в ткани мозга осы наблюдается гинандроморфизм (участки клеток самцового типа перемешаны с участками клеток самок), то поведение таких особей резко нарушается: они пытаются ухаживать за личинками *Ephestia* и жалить самок *Nabrobracon*. Такое нарушение полового поведения происходит в результате полного извращения реакции гинандроморфных особей на внешние раздражители.

Чрезвычайно существен для феногенетики поведения вопрос о взаимоотношении индивидуально приобретенных и врожденных факторов. Принципиально этот вопрос не отличается от одной из основных проблем феногенетики: влияния генотипа и внешних факторов на формирование морфологических признаков.

Удобным примером для рассмотрения относительной роли врожденных и индивидуально приобретенных факторов в формировании поведения являются оборонительные реакции собак. Первой работой, выполненной сотрудниками И.П. Павлова в Колтушах в 1933 г., было изучение влияния на поведение собак различных условий их воспитания. Выржиковский и Майоров, разделив два помета щенков беспородных собак на две группы, воспитали их в различных условиях. Одна группа воспитывалась в изоляции, другая – в условиях полной свободы. В результате выросшие собаки первой группы обладали резко выраженной трусостью, собаки второй группы ею не обладали. И.П. Павлов давал этому факту следующее объяснение: щенки обладают "рефлексом естественной осторожности" по отношению ко всем новым раздражителям; этот рефлекс постепенно затормаживается по мере знакомства со всем многообразием внешнего мира. Если щенок не встречается с достаточным количеством многообразных раздражителей, он остается на всю жизнь трусливым (одичалым).

Последующие исследования по изучению влияния генотипа на проявление и выражение трусости в зависимости от условий содержания, проведенные нами на собаках, показали взаимодействие генотипических и внешних факторов в формировании оборонительного поведения. Материалом для этого исследования послужили немецкие овчарки и эрдельтерьеры ($n = 272$). Собаки обеих пород воспитывались в разных условиях: одна группа – у частных лиц, где имелась возможность соприкасаться со всем многообразием внешнего мира, другая – в питомниках, где собаки находились в значительной изоляции от внешних условий.

В табл. 1 приведены данные по проявлению и выражению трусости у этих собак. При изолированном воспитании процент особей, имеющих

Таблица 1. Проявление и выражение пассивно-оборонительной реакции у собак разных пород, воспитанных в различных условиях

Степень выражения пассивно-оборонительной реакции	Эрдельтерьеры				Немецкие овчарки			
	в условиях свободы у частных лиц		в условиях изоляции (питомники)		в условиях свободы (у частных лиц)		в условиях изоляции (питомники)	
	число	%	число	%	число	%	число	%
Отсутствует (Т = 0)	34	83,0	65	58,5	32	51,5	7	12,0
Очень слабо выражена (Т = 1)	3	7,5	21	19,0	6	10,0	1	2,0
Слабо (Т = 2)	4	9,5	16	14,5	14	22,5	11	19,0
Ясно (Т = 3)	—	—	6	5,5	7	11,5	10	17,0
” (Т = 4)	—	—	3	2,5	1	1,5	10	17,0
Резко (Т = 5)	—	—	—	—	2	3,0	11	19,0
” (Т = 6)	—	—	—	—	—	—	8	14,0
Всего	41	100	111	100	62	100	58	100

пассивно-оборонительную реакцию, увеличивается в обеих группах. Однако среди немецких овчарок по сравнению с эрдельтерьерами значительно возрастает количество трусливых особей с резким выражением этого свойства поведения (это различие статистически достоверно).

Приведенные данные свидетельствуют о том, что проявление и степень выражения трусливого поведения собак, воспитывающихся в изоляции, осуществляются в зависимости от генотипа животного. Таким образом, та "одичалость" собак, которая выражается в пугливости особей, воспитанных в изолированных условиях, является определенной нормой реакции нервной системы, обусловленной генотипом, на условия их воспитания. Несмотря на то что одомашнивание собаки началось не позднее 8000–10 000 лет тому назад (Scott, Fuller, 1965), современная собака сохранила генотипически обусловленную тенденцию к одичалости, которая легко выявляется даже при незначительно изолированных условиях воспитания.

Вывезенные в ненаселенную человеком территорию собаки дичают, как это произошло, например, на Галапагосских островах, куда они были доставлены испанцами для уничтожения коз, которые являлись источником пищи для английских пиратов. Эта популяция одичалых собак существует в настоящее время. Отловленные человеком щенки легко приручаются.

Различие в форме выражения пассивно-оборонительной реакции свободно живущих популяций в зависимости от разного генотипа было описано Леопольдом в 1944 г. Исследовались дикие индейки, домашние и гибридная популяция. Эта популяция была получена от скрещивания

диких и домашних индеек и свободно жила в штате Миссури. Дикие индейки, обнаружив на большом расстоянии опасность, сейчас же улетают. Особи гибридной популяции, обнаружив опасность, близко подпускают к себе пришельца и, отлетев на две сотни ярдов, начинают спокойно пастись. Птенцы диких индеек имеют резко выраженную тенденцию к затаиванию при приближении врага. У гибридной популяции эта форма поведения ослаблена: птенцы имеют тенденцию убежать или улетать при приближении к ним на близкое расстояние. Студнитцем описаны также различия в степени боязни человека у одних и тех же видов птиц, живущих в разных географических стациях. Наиболее ярким примером такого различия боязни человека являются дрозды-дерябы (*Turdus viscivorus*). В Англии они совершенно не пугливы, в Северной Европе очень пугливы, хотя и не преследуются человеком.

Наличие в популяции генотипических различий, обуславливающих формирование пассивно-оборонительной реакции поведения, является, несомненно, одним из важнейших факторов быстрой перестройки оборонительного поведения при появлении врага. Такой пример был описан Ф. Нансеном. В 1876 г., когда первые суда норвежского промыслового флота проникли глубоко на Север, к берегам Гренландии, тюлени (*Cystophora cristata*) настолько не боялись людей, что их убивали ударом по голове. Однако по прошествии нескольких лет они стали пугливы: не всегда подпускали даже на ружейный выстрел.

Подобный процесс усиления боязни человека происходит почти всегда там, где человек проникает в ранее ненаселенную территорию и начинает охоту за животными местной популяции. Конечно, помимо отбора особей с наиболее резко выраженной пассивно-оборонительной реакцией и особей, которые легче других научились бояться человека, большую роль при указанной выше перестройке оборонительного поведения в популяции может играть традиция. Все многообразные сигналы тревоги, прямое подражание поведению родителей могут явиться наряду с отбором системой ненаследственной перестройки поведения популяции. Однако, если нет наследственно обусловленных предпосылок к проявлению пассивно-оборонительной реакции, один традиционный опыт, видимо, не в состоянии обусловить боязнь врага, истребляющего данную популяцию. Такой случай описан Ю. Гексли на примере гусей Фолклендских островов. Несмотря на интенсивное истребление человеком, они проявляли лишь небольшие признаки боязни человека, не предохраняющие популяцию от истребления. Наличие генотипических различий в формировании пассивно-оборонительной реакции является предпосылкой для перестройки оборонительного поведения популяции. Установлено, что усиление пассивно-оборонительной реакции происходит не за счет прямого наследственного закрепления реакций испуга уцелевших особей, а за счет естественного отбора наиболее трусливых особей или тех, которые имели генотип, способствующий наиболее быстрому формированию пугливости при их преследовании.

Без специального генотипического анализа трудно отдифференцировать наследственную и ненаследственную изменчивость поведения,

например возможность передачи путем подражания определенных традиций от поколения к поколению. Это издавна создавало условия для необоснованных допущений прямого наследования приобретенных навыков. Даже такой строгий и объективный исследователь, как И.П. Павлов, в очень осторожной форме допускал возможность наследования результатов индивидуального опыта. В 1913 г. он писал: "... можно принимать, что некоторые из условных вновь образованных рефлексов позднее наследственностью превращаются в безусловные" (С. 273). К тому же периоду относится его более определенное высказывание по этому вопросу в "Лекциях по физиологии": "Передаются ли условные рефлекс по наследству? Точных доказательств этому нет, до этого наука еще не дошла. Но надо думать, что при длительном периоде развития прочно выработанные рефлекс могут становиться врожденными" (С. 85)¹. В начале 20-х годов И.П. Павлов поручил своему сотруднику Студенцову изучить наследование условных рефлекс у мышей. На эти опыты, не давшие положительных результатов, часто ссылались, причисляя И.П. Павлова к сторонникам наследования приобретенных признаков. Это вынудило И.П. Павлова в письме к Гуттену изложить свое отношение к этому вопросу (Правда. 1927. 13 мая). В течение всей дальнейшей жизни И.П. Павлов стоял на строго генетических позициях. Им была создана в Колтушах лаборатория по изучению генетики высшей нервной деятельности, перед зданием которой рядом с памятником Декарту и Сеченову был поставлен памятник Грегору Менделю. В качестве постоянного консультанта в своих генетических исследованиях И.П. Павлов пригласил крупнейшего генетика-невропатолога С.Н. Давиденкова, он консультировался также с Н.К. Кольцовым.

Генетическая работа велась путем селекции в отдельных семействах собак по типологическим особенностям их высшей нервной деятельности. Результаты этих исследований, показавшие роль генотипа в формировании типологических свойств высшей нервной деятельности, были опубликованы после смерти Павлова. Эти исследования показали, что генотипические факторы играют значительную роль в формировании типологических особенностей высшей нервной деятельности. В различных семействах собак, в которых производилась селекция в направлении степени силы (или слабости) процесса возбуждения, наблюдалась корреляция по этим особенностям нервной деятельности между братьями и сестрами в отдельных пометах собак: $r = +34 \pm 0,1$.

Результаты скрещиваний между собаками с сильной и слабой нервной системой, которые были начаты еще при жизни И.П. Павлова, сведены в табл. 2.

Степень силы нервной системы связана с полом: самцы ($n = 31$) обладают более сильной нервной системой, чем самки ($n = 22$). Вероятность соответствия $P(\chi^2)$ оказалась меньше 0,05, что может быть признано статистически значимым. Вопрос о роли генотипических факторов в обучаемости исследуется начиная с известных работ Иеркс и Багга. Иеркс

¹Павлов И.П. Лекции по физиологии. Л., 1952.

изучала обучаемость двух линий крыс: одну неинбридированную, другую инбредную из института Уистара. Результаты этой работы показали, что среднее время обучаемости неинбридированных линий несколько меньше, чем инбредных (52,25 урока у первых и 65,00 у вторых). Багг исследовал индивидуальные и семейные различия в поведении мышей при нахождении пути в довольно простом лабиринте. Сравнивалась

Таблица 2. Данные по наследованию сильного и слабого типа нервной деятельности у собак*

Типы родителей	Число потомков		Число пометов
	сильного типа	слабого типа	
Сильные сильные	16	4	6
Сильные слабые	7	5	3
Слабые слабые	0	6	1

*Несмотря на то что по степени силы наблюдается непрерывная изменчивость между исследованными особями, в приведенной таблице все собаки разделены на две альтернативные группы: слабые и сильные.

линия белых мышей, которую Багг основал в 1913 г. (линия С, в настоящее время BALB/C), с линией желтых мышей. Оказалось, что среднее время обучаемости белых мышей за 15 опытов составляло $27,5 \pm 2,0$ с с 9 ошибками за урок; время обучаемости желтых мышей равнялось $83,0 \pm 7,0$ с с двумя ошибками за урок. Наблюдалось сходство в обучаемости особей одних и тех же пометов.

Детальное исследование роли генотипических факторов в выработке условных рефлексов было проведено Викари. В этом исследовании была изучена обучаемость японских танцующих мышей (*Mus Wagneria asiatica*) (инбридинг 20 лет), трех линий обычных мышей (*Mus musculus*), альбиносов Багга (инбридинг 14 лет), ослабленно-коричневых (инбридинг 17 лет) и ненормальноглазых (*abnormal x-ray eyed*) (инбридинг 6 лет). Оказалось, что каждая линия мышей имеет характерную для нее кривую обучаемости. Скрещивание между особями отдельных линий показало, что быстрая обучаемость доминирует над более медленной обучаемостью. Автор указывает, что характер расщепления во втором поколении позволяет предположить, что различие в обучаемости между коричневыми и альбиносами Багга обусловлено монофакторально, хотя нельзя отрицать и возможности более сложной картины наследования. Различия в обучаемости между линией Багга и японскими танцующими мышами обуславливаются, по мнению автора, наличием нескольких наследственных

факторов. Проведенное исследование (выполненное на 900 мышах) указывает на большую роль генотипических факторов в быстроте обучаемости у мышей.

Однако найденные различия при анализе такого комплексного признака, каким является быстрота обучаемости, еще не доказывают генотипически обусловленных различий в интимных механизмах мозга, связанных с самим процессом обучения. Наличие генотипически обусловленных различий в безусловнорефлекторных реакциях изучаемых линий может в значительной мере определить найденные различия в обучаемости. В качестве подобного примера можно привести исключительно тщательную работу М.П. Садовниковой-Кольцовой. Проведя изучение обучения в лабиринте (хамптонкурт) у 840 крыс, автор путем селекции вывел две линии: одну быстро обучающуюся, другую медленно. Индекс быстро обучающихся крыс (логарифм времени, затраченного на 10 счетных опытов) равен $1,657 \pm 0,025$, медленно обучающихся — $2,642 \pm 0,043$. Разница между обоими индексами ($D = 0,985 \pm 0,05$) оказалась в 20 раз больше вероятной ошибки.

Дальнейший анализ показал, что найденные различия между обеими линиями крыс обуславливаются не различиями в их способности к выработке условных рефлексов, а большей пугливостью второй линии крыс (которая происходила в значительной мере от диких норвежских крыс). При обучении в аппарате Стона, в котором крыса подгонялась захлопывающимися дверцами и потому не могла из-за пугливости забиваться в угол лабиринта, обучение обеих линий шло одинаково.

Таким образом, селекцией отбирались не генотипы, способствующие более или менее быстрому обучению, а генотипы, обуславливающие различную степень пугливости, которая и изменяла кривую обучаемости. Со сходным примером зависимости наследования скорости образования положительных условных рефлексов кур и осетровых рыб от безусловных рефлексов мы встречаемся в работе Пономаренко, Маршина и Лобашова. Наследование особенностей возбудительного процесса, который является одним из основных параметров при выработке условных рефлексов, авторы объясняют их корреляцией с характером безусловных рефлексов. У рыб имеется ясная зависимость скорости образования условных рефлексов от уровня возбуждения пищевого безусловного центра, зависящего, в свою очередь, от наследственно обусловленного темпа роста. Эти примеры показывают, что при генетическом анализе такого общего комплексного свойства, каким является обучаемость, необходим самый тщательный и, если это возможно, параллельно проводимый физиологический анализ.

В течение многих лет генетикам известно, что некоторые гены оказывают плеiotропный эффект на морфологические признаки и особенности поведения. В 1915 г. Стертевант обнаружил, что рецессивный ген, расположенный на одном конце X-хромосомы у *Drosophila melanogaster* и вызывающий желтую окраску тела вместо нормальной серой, уменьшает также копулятивную способность самцов.

Дальнейшие исследования показали, что редуцированная половая

активность самцов этой линии связана с нарушением времени и способа "ухаживания" за самками перед копуляцией. Желтые самцы, подсаженные к самкам, начинают ухаживать за ними в среднем через 9,6 мин, нормально окрашенные — через 4,9 мин. Для того чтобы началась копуляция, самцы желтой линии ухаживают в среднем в течение 10,5 мин, нормальные — в течение 6,0 мин. Помимо этого, у самцов желтой линии нарушается один из основных признаков ухаживания за самками — вибрация крыла, направленного в сторону самки. Этот акт поведения самца является необходимым ритуалом, который самка воспринимает посредством своей антенны для того, чтобы быть подготовленной к копуляции. У самцов желтой линии вибрационные удары слабее, чем у нормальных самцов, и осуществляются с более длинными интервалами.

В линиях желтых мух у самок наблюдается повышенная (статистически достоверная) готовность к копуляции по сравнению с нормальными самками, являющаяся компенсаторным приспособлением для возможности нормального спаривания. Эта повышенная готовность к спариванию у желтых самок не является плеiotропным эффектом гена желтой окраски. Она определяется селекцией других генов, снижающих порог копулятивной готовности. Этот пример интересен в том отношении, что показывает, как в результате одной мутации с плеiotропным эффектом, меняющим реакцию поведения, и последующего отбора создается линия, которая, как считает автор этой работы Басток, может привести к возникновению физиологически изолированного экотипа.

Яркий пример плеiotропного действия генов на морфологические признаки и особенности поведения крыс описаны Килером и Кингом. Изучая различные мутации окрасок шерсти, проявляющиеся у диких (норвежских) крыс, содержащихся в течение многих поколений в неволе, авторы обнаружили, что мутантные особи отличаются от диких по своему поведению. Особенно резко по своему оборонительному поведению отличались мутантные особи с черной окраской шерсти. Такие крысы не кусались. Авторы считают, что полученные ими данные указывают на один из возможных путей, по которому шла доместикация диких крыс. Они предполагают, что лабораторные альбиносы возникли не в результате длительной селекции мелких мутаций, изменивших их "дикое" поведение, а в результате нескольких мутаций, некоторые из которых имели плеiotропный эффект на окраску шерсти. Значительную роль в доместикации крыс сыграл отбор гена черной окраски шерсти в комбинации с геном пегости. У большинства лабораторных альбиносов эти гены находятся в криптомерном состоянии и не проявляются из-за отсутствия у альбиносов основного фактора пигментации.

Исследования, выявившие наличие широкого плеiotропного эффекта генов, влияющих на поведение, проводятся Беляевым и Трут на лисах. Исследования на серебристо-черных лисицах, разводимых в звероводческих хозяйствах, показали большую гетерогенность популяции по оборонительным реакциям поведения. Выделено три основных типа оборонительного поведения: активно-оборонительное (агрессивное), пассивно-оборонительное (пугливое) и спокойное (отсутствие обоих

типов оборонительного поведения). Результаты поставленных скрещиваний показали, что наибольший процент лисиц с тем или другим характерным поведением наблюдается в потомстве родителей, характеризующихся таким же типом поведения: наибольший процент агрессивных лисиц рождается в потомстве от скрещивания агрессивных особей; трусливые потомки обнаруживаются в наибольшем проценте при скрещивании между собой трусливых родителей. Селекция на "спокойное" поведение оказалась эффективной. Существенно отметить, что проведенный анализ не позволяет говорить о влиянии того или другого типа оборонительного поведения матери на характер поведения потомства, которое могло сформироваться в результате подражания. Значительный процент особей в звероводческих хозяйствах составляют особи с трусливым поведением, что является вероятным результатом изолированного воспитания (клеточное содержание) лисиц.

Исследование половой активности самок (время наступления течки) и их плодовитости показало, что у спокойных самок течка наступала во всех возрастных группах раньше, чем у агрессивных особей. В большинстве групп эта разница была статистически достоверной. Найдена также зависимость между характером оборонительного поведения и плодовитостью самок. Наибольшая плодовитость обнаружена у спокойных самок, наименьшая — у злобно-трусливых. Разница между этими группами статистически достоверна. Статистически достоверные различия (в первый год спаривания) обнаружены и между числом потомков спокойных самок по сравнению с числом щенят, рождающихся от злобных и трусливых самок. Обнаружена интересная зависимость между особенностями поведения и окраской. Наибольшее количество серебристого (зонарно окрашенного) волоса оказывается у лисиц с той или другой формой оборонительного поведения. Среди злобных лисиц оказался наименьший процент особей с низким содержанием серебристых волос. Среди лисиц, селекционируемых по спокойной форме поведения (такая селекция оказалась эффективной), встречались особи с аномалиями в строении мехового покрова. Поскольку количество серебра в мехе лисиц увеличивает ценность шкурки, делается понятным, почему в хозяйствах сохраняются злобные и трусливые особи (менее удобные при уходе за ними) и почему отбор лисиц по времени наступления у них течки, который ведется в звероводческой практике, не дает достаточного эффекта. Проводимое Беляевым исследование показывает значение изучения генетики поведения в селекции по хозяйственно полезным признакам в звероводческих хозяйствах, открывает новые пути подхода к проблеме одомашнивания животных и показывает роль поведения в формировании морфофизиологических особенностей популяции.

Выше были изложены данные, показывающие роль действия генов на формирование поведения особи на разных уровнях ее индивидуального развития. Однако генотипические факторы, как это выяснено в настоящее время, оказывают свое влияние на поведение животных также посредством установления различных взаимоотношений между особями в отдельных сообществах. Одним из наиболее хорошо изученных путей,

посредством которого генотип оказывает влияние на групповое поведение, является степень выраженности агрессии по отношению к особям своего вида. В каждом сообществе позвоночных животных в результате агрессивности к особям своего вида устанавливается поведенческая иерархия: одни особи оказываются "преобладающими", другие "подчиненными"; "подчиненные" особи боятся "преобладающих". Иерархическая система поведения сообщества зависит от многих факторов. Как правило, молодые особи оказываются подчиненными более старым. Самцы вне периода размножения оказываются преобладающими над самками. Однако в сезон размножения, как это показано на птицах, самки начинают преобладать над самцами. Самцы, стоящие на самой низкой ступени иерархии сообщества, не выбираются самками птиц для спаривания. Самки, которые стоят на низкой ступени иерархии сообщества, если они спариваются с агрессивными, преобладающими самцами, сами начинают занимать преобладающее положение в сообществе.

Большую роль в том месте, которое займет данная особь в системе иерархии в сообществе, как показал ряд исследований, играют генотипические факторы. Это было отчетливо показано на мышах. Мыши различных инбредных линий имеют разную степень агрессивности, определяющей иерархию в сообществе этих животных. Так, например, из этих линий мышей мыши линии C57BL/10 (черные) имеют наибольшую тенденцию занимать преобладающее положение, затем идут мыши линии СЗН (зонарно-серые) и наиболее подчиненными оказываются мыши линии BALB (белые).

Однако, несмотря на ясную роль генотипа, определяющую структуру сообщества у мышей, выяснилась и большая роль условий воспитания для степени агрессивности каждой мыши. Оказалось, что мыши легко подчиняемых линий при изолированном воспитании делаются более агрессивными и начинают подчинять мышей тех линий, которые воспитывались в сообществе. Однако если мышь из малоагрессивной линии воспитывается вместе с мышами агрессивной линии, ее агрессивность повышается. Помещенная затем в сообщество малоагрессивных мышей, она займет высокое место в иерархии подчинения.

Большую роль в формировании иерархической структуры сообщества в семействе хищных оказывает генотип. Исследования, проведенные Павловским и Скоттом, показали, что степень выраженности преобладания у собак определяется генотипом и чрезвычайно различна среди разных пород. Это различие выступает в яркой степени начиная с 11-недельного возраста. Наиболее ясное преобладание (особенно самцов над самками) обнаружено у африканских охотничьих собак (бейсенджи) и фокстерьеров. У бигль и коккер-спаниелей это преобладание носит весьма стертый характер (рис. 4). Резко выраженная иерархия поведения в сообществе собак делает чрезвычайно затруднительным вступление в это сообщество новых особей. Слабо выраженная иерархия поведения у бигль и спаниелей является, по мнению авторов, результатом длительного искусственного отбора, при котором выбраковывались наиболее агрессивные особи, не дававшие возможности включения в стаю новых собак. Резкая выра-

женность иерархии в сообществе семейства собачьих наблюдается у диких видов, например у волков и у наименее одомашненных пород собак, и имеет большое биологическое значение в борьбе за территорию обитания.

Так, в эскимосских поселках образуется несколько сообществ лаек. Щенки, как правило, могут безнаказанно ходить по всему поселку. Однако после наступления половой зрелости, когда они начинают спариваться, каждая собака примыкает к какому-либо сообществу и после этого загрызается, если заходит на территорию, занимаемую другим сообществом (Тинберген).

У диких животных обычно образуется сообщество, состоящее из различного числа членов. Это может быть семейство или стадо, не связанное непосредственным родством. Одна из основных причин, определяющая образование таких сообществ, это защита занимаемой территории от проникновения на нее членов других сообществ. Число особей, входящих в сообщество, в значительной степени определяется генотипом, как это было показано в работе Леопольда на индюках. Оказалось, что дикие индейки образуют более мелкие стаи, чем особи гибридной популяции.

Таким образом, генотипически обусловленная агрессивность по отношению к особям своего вида имеет биологическое значение. Во-первых, она способствует образованию физиологически изолированных групп биотипов, что является важнейшим условием видообразования. Во-вторых, создавая иерархическую систему поведения, агрессивность ставит наиболее слабых особей в наименее выгодные условия для размножения, что благоприятствует отрицательному отбору наименее приспособленных особей. И наконец, в-третьих, агрессивность по отношению к особям своего вида приводит, как это было в яркой форме показано К. Лоренцом на примере борьбы за существование, осуществляемой среди рыб коралловых рифов, к равномерному распределению особей одного и того же вида по всей территории обитания, что обуславливает ее наиболее рациональное использование.

Таким образом, специфика действия генов сводится к тому, что они не только играют важнейшую роль в формировании поведения отдельной особи, но и в значительной степени определяют взаимоотношения животных в пределах отдельных сообществ, оказывая тем самым влияние на формирование структуры популяции и ход эволюционного процесса.

Применение генетических методов для изучения физиологических механизмов, лежащих в основе патологических нарушений высшей нервной деятельности, ясно видно по интенсивному изучению во многих странах мира наследственных заболеваний нервной системы у животных.

Наиболее широко изучаемой генетической моделью болезни нервной системы является экспериментальная эпилепсия грызунов. В 1907 г. была обнаружена мутация у кроликов породы венские белые, у которых эпилептические припадки развивались при действии различных неспецифических внешних раздражителей. Нахтсхейм путем инбридинга добился появления припадков у 75% кроликов своей линии. Он пришел к выводу, что предрасположенность к судорожным припадкам определяет

ся одним рецессивным геном. Однако на наследственное осуществление этой особенности поведения оказывают тормозящее влияние несколько модификаторов. Линия кроликов Нахтсхейма погибла во время второй мировой войны.

В настоящее время выведена линия, в которой почти 100% особей отвечают судорожными припадками в ответ на действие сильных звуковых раздражителей.

Широкое распространение в качестве экспериментальной модели эпилепсии получили судорожные припадки мышей и крыс. Вит и Холл исследовали генетику судорожных припадков (так называемой аудиогенной или рефлекторной эпилепсии) у мышей, получаемых действием звукового раздражителя (обычно используется звук электрического звонка силой 100–120 Дб). Авторы производили скрещивание двух инбредных линий: C57 BL, у которых в ответ на звуковое раздражение судорожные припадки развиваются в 5% случаев, с линией DBA, у которых припадки развиваются у 95% особей. Они пришли к выводу о том, что повышенная предрасположенность к судорожным припадкам определяется одним доминантным геном. Однако последующие исследования, проведенные на тех же линиях мышей, не подтвердили монофакториальной картины исследования. Гинзбург и Старбук-Миллер в результате своих многолетних исследований приходят к выводу, что сходное фенотипическое выражение судорожных припадков, наблюдаемое в разных сублиниях мышей (C57 BL/6 и C57 BL/10, DBA/1 и DBA/2), имеет разную генетическую основу. Наиболее вероятно, что "чувствительные" к судорожным припадкам сублинии DBA имеют генетическую формулу AABV, а малочувствительные сублинии C57 BL имеют два рецессивных аллеля aavv. Каждый из этих генов расположен в разных аутосомах. Наиболее вероятное различие в степени доминирования и соотношения чувствительных и нечувствительных особей в F₂ и обратных скрещиваниях объясняется различием каждой из использованных линий по ряду генов модификаторов.

Физиологические исследования, проведенные параллельно с генетическим анализом, показали, что предрасположенность к эпилептическим припадкам у мышей связана с их общей предрасположенностью к действию стресс-факторов¹. Особенно большое значение при этом, по-видимому, имеют окислительно-фосфорилирующие механизмы, которые различны у исследованных линий мышей.

Фенотипическое появление и выражение судорожной готовности мышей находятся под большим влиянием различных внешних факторов. Ярким примером такого влияния является увеличение судорожной готовности мышей линии DBA/1 и их гибридов, полученных от скрещивания с мышами C57 BL при действии очень небольших доз радия. Мыши, которые с момента рождения в течение месяца подвергались хроничес-

¹Под стресс-факторами понимаются различные неспецифические раздражители, которые приводят к глубоким нарушениям регуляторных механизмов организма.

кой экспозиции гамма-лучей (общая доза 0,14 rad), оказались повышено чувствительными к действию звукового раздражителя.

Изменение общего фона радиации оказывает также влияние на чувствительность мышей к действию звукового раздражителя. С мая по октябрь 1957 г. у мышей линии DBA/1 в F_1 , полученного от скрещивания с C57 BL, Старбук-Миллер обнаружила значительное увеличение числа судорожных припадков при звуковой экспозиции. По данным комиссии по атомной энергии, этот период совпал с повышением общего уровня радиации в Америке.

Развитие судорожных припадков у крыс под влиянием звукового раздражителя обусловлено также генотипически. В популяции лабораторных крыс и линии крыс Уистар около 10–15% особей дают судорожные припадки в ответ на звуковой раздражитель (звонок 100–120 Дб).

В результате селекции нам удалось получить линию крыс, дающих судорожные припадки при звуковой экспозиции у 98–99% особей. Несмотря на ясную генотипическую детерминированность этой патологической реакции крыс, точная картина ее наследования неясна. Опубликованные различными авторами данные противоречивы. Полученные нами с Л.Н. Молодкиной данные указывают лишь на очевидное неполное доминирование повышенной чувствительности крыс к действию звуковых раздражителей. При скрещивании крыс нашей линии с нечувствительными неселекционированными крысами и крысами линии Уистар в первом поколении оказалось чувствительных особей 93 (69,9%), нечувствительных 40 (30,1%).

На основании характера расщепления в последующих поколениях пока трудно сделать вывод о количестве наследственных факторов, контролирующих развитие данной патологии. Однако в сложном комплексе реакции крыс на звуковой раздражитель удалось выделить более просто наследуемые особенности нервной деятельности. Таким свойством оказалось затяжное возбуждение. Оно выражается в том, что крыса после нескольких минут (по нашему стандарту 8) звуковой экспозиции, несмотря на выключение раздражителя, продолжает находиться в состоянии сильного двигательного возбуждения, длящегося иногда десятки минут (рис. 4). Это свойство в яркой форме было обнаружено у одного самца нашей чувствительной линии. В результате селекции и инбридинга эта особенность нервной деятельности была закреплена. Затяжное возбуждение оказалось рецессивным признаком по отношению к отсутствию этого функционального свойства нервной деятельности: все 68 чувствительных к звуковому раздражителю гибридов F_1 , полученных от скрещивания крыс нашей линии с неселекционированными крысами и крысами линии Уистар, у которых это свойство отсутствует, оказались без затяжного возбуждения. При обратном скрещивании F_1 с линейными крысами, обладающими затяжным возбуждением, из 93 чувствительных к звуковому раздражителю особей 70 оказались без затяжного возбуждения и 23 – с затяжным. Это расщепление согласуется с гипотезой о том, что затяжное возбуждение обуславливается двумя рецессивными генами. При этом ожидаемое расщепление

должно быть 69, 75:23, 25. Однако при скрещивании между собой крыс с затяжным возбуждением, полученных от этого скрещивания, наряду с крысами, обладающими затяжным возбуждением, рождаются и особи без него. Это указывает на то, что анализируемый признак контролируется более сложно, чем двумя рецессивными генами, проявляющимися в 100% случаев. Выведение высокочувствительной к звуковому раздражению линии крыс, обладающих затяжным возбуждением, явилось важнейшим шагом для возможности проведения патофизиологических исследований. У крыс нашей линии, помимо эпилептических припадков, развивается целый ряд патологий: важнейшие из них касаются сердечно-сосудистой системы – это смерть от кровоизлияний в головной мозг, изменение кровяного давления, функциональные нарушения (аритмии) сердечной деятельности и др. Основной причиной развития всех этих патологий является возбуждение мозга под влиянием действия звукового раздражителя. Генотипическая детерминированность порога возбуждения и силы защитно-тормозных процессов, с одной стороны, и функциональное состояние нервных центров, зависящее от ряда внешних факторов, – с другой, определяют картину развивающегося возбуждения. Однако, несмотря на множественность факторов, принимающих участие в развитии данной патологии, относительно простые отношения между процессом возбуждения и торможения определяют все многообразие наблюдаемых стадий этого процесса. Эти отношения, как было показано Савиновым, Крушинским, Флессом и Валлерштейн, очевидно, сводятся к тому, что возбуждение в течение времени действия звукового раздражителя растет, приближаясь к кривой, имеющей линейный характер, а тормозной процесс, ограничивающий это возбуждение, растет по экспоненте.

* * *

Исследованиями, проводимыми по генетике поведения, установлен ряд фактов.

Во-первых, показано, что многие акты поведения контролируются небольшим числом генов, наследуясь по законам Менделя. В результате комбинации независимо наследуемых актов поведения формируются более сложные, целостные в своем проявлении и выражении формы поведения, которые могут быть расчленены как генетическими, так и физиологическими методами. В то же время сложный морфофизиологический комплекс, как, например, одомашненность, может обуславливаться отбором небольшого (даже одного) числа генов, оказывающих плеiotропный эффект на поведение и морфологические признаки.

Во-вторых, генный контроль поведения осуществляется на самых различных уровнях организации. Найдены различия в поведении, которые контролируются генами, действующими на клеточном уровне, генами, контролирующими биохимические и физиологические процессы, лежащие в основе разных типов поведения, и, наконец, генами, действующими на поведенческом уровне, определяя тем самым разную структуру популяции. С выяснением той роли, которую играют генотипические

факторы, контролирующие поведение в формировании отдельных изолированных микробиотипов в популяции, и установлением роли генотипических факторов в разных типах активности открывается новое направление в изучении роли генетики в эволюции и биогеоценологии.

В-третьих, наследственное осуществление реакций поведения находится в чрезвычайно большой зависимости от индивидуального опыта. Сходные по своему внешнему проявлению акты поведения могут обуславливаться различными причинами. В одних случаях они формируются под ведущим влиянием врожденных факторов, в других — под ведущим влиянием индивидуального опыта. Трудность в разграничении без специального генотипического анализа наследственной и ненаследственной изменчивости поведения и возможность передачи путем подражания определенных традиций от поколения к поколению издавна создавали условия для необоснованных допущений прямого наследования индивидуально приобретенных навыков.

В-четвертых, установлена генотипическая обусловленность патологических реакций нервной деятельности, сходных с болезнями человека. Обнаруживаются определенные генотипически обусловленные сдвиги в общих биохимических и физиологических системах, которые могут лежать в основе широкого круга патологических реакций организма. Это открывает возможность для изучения в модельных опытах на животных с определенным генотипом биохимических и физиологических механизмов, лежащих в основе развития ряда патологий, с которыми встречается клиника.

Нет никакого сомнения в том, что сближение генетики и физиологии высшей нервной деятельности не только обогатит обе эти науки, но и окажет большое влияние на ряд других разделов биологии.

НЕКОТОРЫЕ АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ПОВЕДЕНИЯ*

ВВЕДЕНИЕ

Биология развития поведения как научная дисциплина начала развиваться на рубеже XIX и XX вв. Наиболее существенные исследования в этом направлении выполнены Когхиллом (Coghill, 1929), работавшим на амблистомах. Когхилл приходит к ряду принципиальных положений, важных для эмбриологии, физиологии и науки о поведении. Основной вывод, который он делает, сформулирован следующим образом: тип поведения в процессе индивидуального развития с самого начала охватывает полностью все животное; частные типы поведения, формирующиеся в процессе онтогенеза, всегда остаются в подчинении у организма как целого. Из этого положения делается вывод, что элементар-

*Проблемы экспериментальной биологии. М.: Наука, 1977. С. 311—330.

ной единицей поведения является общий интегрированный, спонтанно проявляющийся тип поведения, а специфические реакции, к которым относятся рефлексy, надо считать частным проявлением целостного типа поведения. Экспериментальные исследования и обобщения, сделанные Когхиллом, оказали существенное влияние на направление изучения поведения на Западе. Его представления о формировании поведения в значительной степени перекликаются с идеями школы гештальт-психологов, сформировавшейся в 20-х годах в Германии.

Идея, высказанная Когхиллом, о том, что общий тип поведения, который он рассматривает в качестве элементарной функциональной единицы, имеет спонтанную природу, принимается большинством современных исследователей. Спонтанность инстинктивных поведенческих актов является основным положением этологов (Lorenz, 1935, 1937; Tinbergen, 1942, 1951; Eibl-Eibesfeldt, 1967, Hinde, 1970; и др.).

Исследования, проведенные современными физиологическими методами, подтверждают положение Когхилла о том, что спонтанная активность является наиболее существенной и элементарной характеристикой эмбрионов, "они активны еще до того, как станут реактивными" (Hamburger, 1971).

Проведено множество исследований по изучению онтогенеза сенсорных функций на птицах и млекопитающих, показавших большое различие во времени созревания отдельных рецепторных систем у разных таксономических групп животных (Volohov, 1968; Scherrer, 1968; Gottlieb, 1971; и др.).

П.К. Анохин (1968) поднял вопрос о роли гетерохроний отдельных функциональных систем в онтогенезе. Согласно данным его школы, те системы, которые будут иметь адаптивное значение у новорожденного детеныша, претерпевают в эмбриогенезе ускоренное развитие. Как справедливо указывает Готтлиб, концепция Анохина о системогенезе вносит определенную поправку в представление о гомохронии сенсорных систем в онтогенезе. Системогенез, или феномен гетерохроний, является частной приспособительной реакцией вида, которая нарушает общий процесс гомохронии, характерный для развития сенсорных систем в течение эмбрионального развития.

Исследование в онтогенезе времени созревания сенсорных систем пока не внесло ничего принципиально нового в фундаментальную концепцию Когхилла. Особенно важны для общей концепции биологии развития поведения его представления о том, что общий тип первичного нервного механизма поведения заложен уже до того, как созрели сенсорные системы. Эти представления, которые в какой-то мере перекликаются с современными физиолого-генетическими данными, в значительной степени противоречат представлениям американской школы бихевиористов, которые недооценивают роль врожденных компонентов в формировании поведения.

Важной проблемой биологии развития поведения является вопрос роста нейронов. Когхилл придавал исключительно большое значение росту нейронов в процессе онтогенеза. При исследовании ранних ста-

дий развития амблистомы было обнаружено, что центральные механизмы, лежащие в основе выполнения поведенческого акта, развиты значительно выше, чем это необходимо для осуществления эффекторной деятельности. В процессе развития центральных механизмов, по мнению Когхилла, лежит переизбыточность роста нейронов. Переизбыточность роста нейронов, согласно его мнению, обуславливает возможность образования условных рефлексов и установки их на будущее.

Вопрос о значении роста аксодендритных разветвлений нейрона для поведения поднимался рядом ведущих морфологов и физиологов (Бериташвили, 1969; Поляков, 1973). Согласно мнению И.С. Бериташвили и Г.И. Полякова, рост концевых нейронных разветвлений может лежать в основе запечатления событий, воспринимаемых организмом в процессе индивидуальной жизни. Значение роста нейронных разветвлений для осуществления поведенческих актов взрослого организма надо считать на сегодняшний день все еще гипотетическим.

За последние годы в связи с успехами, достигнутыми в области изучения генетики и молекулярной биологии, с одной стороны, и все нарастающим познанием закономерностей поведения животных — с другой, биология развития поведения становится одной из весьма актуальных дисциплин, в которой теснейшим образом начинают переплетаться проблемы генетики, молекулярной биологии, онтогенеза, физиологии и этологии.

Задачей настоящей работы является рассмотрение некоторых аспектов биологии развития инстинктов, обучаемости, рассудочной деятельности.

ИНСТИНКТЫ

Наиболее характерной особенностью инстинктов является выполнение животным определенных стереотипных действий, которые имеют адаптивное значение. Эти действия выполняются спонтанно или в ответ на специфические внешние раздражители. В одних случаях инстинктивная реакция осуществляется только в ответ на строго специфические (ключевые) раздражители, в других случаях — на те раздражители, с которыми животные (и, видимо, человек) встретились в определенный период своего индивидуального развития.

В настоящее время едва ли правильно использовать термины "врожденные" или "наследственно обусловленные" для характеристики актов поведения, которые могут быть отнесены к инстинктам. Генетические факторы контролируют любые акты поведения. Условные рефлексy, которые часто характеризуются термином "индивидуально приобретенные", могут формироваться только на основе определенной врожденной структурной организации животного. Совершенно очевидно, что у тутового шелкопряда на стадии имаго невозможно выработать пищевой условный рефлекс, но он легко вырабатывается у всех животных, у которых имеется пищевой рефлекс.

Рассматривая вопрос о противопоставлении наследственности и среды, отмечая, что этот вопрос снят в своей "качественной" постановке,

Б.Л. Астауров(1971) писал, что эта проблема перестала быть областью домыслов, а стала предметом точных наук. Принципиальное решение вопроса одно: и наследственность и среда. Однако удельный вес каждого из них при формировании разных признаков может быть очень разным и доступен количественной оценке.

Роль генотипических и внешних факторов в формировании поведения должна рассматриваться с позиций понятия о норме реакции. Норма реакции является генотипически обусловленной реакцией организма на все многообразие внешних условий. Она выражается совокупностью фенотипов, которые формируются под влиянием внешних условий. Норма реакции характеризуется генотипически обусловленной широтой своего действия.

Различные акты поведения имеют различную широту нормы реакции. Видимо, можно сказать, что норма реакции инстинктов уже, чем норма реакции других форм поведения. Однако и среди актов поведения, которые подходят под определение инстинктов, встречаются такие, которые имеют в течение своего онтогенеза весьма широкую норму реакции. Это различие норм реакций детально изучено этологами.

Примером инстинктивного поведения с узкой нормой реакции является формирование песни у многих видов примитивно поющих птиц. А.Н. Промптов (1944) нашел, что у зеленушек (*Chloris choris* L.) овсянок обыкновенных (*Emberiza citrinella* L.), лесных коньков (*Anthus trivialis* L.), пеночек-трещоток (*Phylloscopus sibilator* Bechst.), пеночек-теньковых (*Phylloscopus collybitus*) нормальное формирование песни происходит без всякого влияния со стороны "учителя". Их песнь складывается несмотря на то, что в течение своего индивидуального развития они никогда не слышали самцов своего вида. Однако у большинства видов птиц их норма реакции шире: нормальная песнь не может сложиться без имитации песни взрослых самцов своего вида. У выкормышей, выросших в изоляции от птиц, формируется абортивное пение, иногда весьма отличающееся от песни особей своего вида. Для формирования нормальной песни необходимо, чтобы птенец с первых дней вылупления имел возможность слышать поющего неподалеку самца. Стереотипно повторяющиеся поблизости звуки песни и голоса других птиц молодой певец быстро включает в свое щебетанье и строит из них свой индивидуальный своеобразный напев. При отсутствии же в окружающей среде поющих самцов ювенильное щебетание сохраняется очень долго, по наблюдению А.П. Промптова, до трех лет.

К настоящему времени произведен детальный анализ формирования пения разных видов птиц с использованием спектрографического метода. Результаты этих исследований обобщены в ряде сводок (Thorpe, 1954, 1958; Hinde, 1970; Marler, Mundinger, 1971; (Davis, 1973).

Исследования формирования пения птиц неразрывно связано с широкой проблемой — формированием в процессе индивидуального развития системы сигнализации у животных. При невероятном многообразии способов посылки и приема сигналов как при внутривидовых, так и межвидовых отношениях (Bukhardt et al., 1966; Eibl-Eibesfeldt, 1967;

Wickler, 1971) едва ли возможно дать какое-либо обобщение о закономерности формирования системы сигнализации в животном мире. Практически все исследования в этом направлении сводятся в основном к выяснению относительной роли генотипических и внешних факторов в формировании той или другой системы сигнализации у разных видов животных и к выяснению того чувствительного периода, в котором внешние факторы детерминируют ее формирование в онтогенезе. В сущности все эти работы проводятся в основном, в плане изучения норм реакции отдельных систем сигнализаций.

Важнейшим шагом в изучении биологии развития инстинктов явились работы Лоренца (Lorenz, 1935, 1937) и Тинбергена (Tinbergen, 1951), связанные с исследованием формирования общественных отношений у животных. Здесь в чрезвычайно яркой форме выступило детерминирующее влияние на все последующее поведение детеныша — его первые встречи с особями своего вида, а при изолированном воспитании — с животными других видов и даже неживыми двигающимися моделями. В этих первых встречах на всю жизнь определяется групповая принадлежность животного. Так, например, если утенок королинской утки (*Anas sponosa* L.) сразу после своего вылупления увидел утку другого вида, например кряковую (*Anas platyrhynchos*), то он будет реагировать на нее как на свою мать. При этом, когда он достигнет половой зрелости, его половая реакция будет направлена только на кряковую утку. На особей своего вида он не будет реагировать как на половых партнеров. Даже цыпленок, выведенный под уткой, после своего полового созревания выбирает сообщество уток, а не кур. Явление установления общественных отношений в процессе постнатального онтогенеза может быть определено на русском языке термином "запечатление" ("Prägung", "Imprinting").

Правомерность введения специального термина для обозначения раннего обучения (запечатления) широко дискутировалась. В процессе обсуждения выявилась необходимость его сохранения, и этот термин сохранился для описания важнейшего феномена биологии развития поведения (Bateson, 1973).

Наиболее характерным свойством процесса запечатления, отличающим его от обучения, является то, что запечатление возможно только в очень короткий период раннего постнатального онтогенеза. После прохождения этого периода запечатление уже невозможно.

Специфической особенностью запечатления, отличающей его от обучения, является то, что оно осуществляется на всю жизнь и не угасает. Обучение же со временем может угаснуть.

Весьма важным фактором в формировании поведения, помимо имитации и запечатления, является ознакомление животного в процессе постнатального онтогенеза с многообразием внешнего мира.

В начале 30-х годов по инициативе И.П. Павлова был поставлен опыт по изучению влияния изолированного воспитания щенят на их поведение. В этом эксперименте, проведенном Выржиковским и Майоровым (1933), щенки были разделены на две группы: одна воспитывалась на полной свободе, другая в изоляции; щенки этой группы имели возмож-

ность к общению только друг с другом и обслуживающим персоналом. При таком воспитании они резко отличались по поведению от собак, воспитанных на свободе. Собаки, воспитанные в изоляции, были чрезвычайно трусливыми, их пассивно-оборонительное поведение сохранялось в течение всей жизни. Указанные опыты были в дальнейшем подтверждены на значительном числе собак Скоттом и Фаллером (Scott, Fuller, 1965). И.П. Павлов (1949) придавал очень большое значение многообразию той среды, в которой воспитываются не только животные, но и люди.

Большую роль в формировании поведения играют генотипические факторы. Изучение роли генотипических факторов в формировании оборонительного поведения собак было проведено Л.В. Крушинским (1938, 1946, 1960), Торне (Thorne, 1944) и Витни (Whitney, 1959). Эти исследования показали, что развитие оборонительного поведения находится под несомненным контролем генотипа.

Наследуется не оборонительная реакция как таковая, а лишь определенная норма реакции организма на окружающие условия. Малообогатенная среда является важнейшим условием для формирования трусости, а обогащенная среда — для формирования агрессивного поведения. Генотипические различия обуславливают разную норму реакции в формировании оборонительного поведения. На примере формирования оборонительного поведения видно, как трудно определить в терминах, используемых физиологами и зоопсихологами, к какой из групп поведения — индивидуально приобретенной или врожденной (инстинктивной) — надо отнести оборонительные реакции. Поэтому нами введено понятие унитарных реакций поведения (Крушинский, 1948). Под последними мы понимаем единые, целостные акты поведения, в которых интегрированы врожденные (нормы реакции) и индивидуально приобретенные компоненты поведения.

Введением понятия унитарной реакции поведения вся гамма актов деятельности животных, каждый из которых формируется при различном сочетании врожденных и индивидуально приобретенных компонентов, охватывается общим термином.

Важное направление в изучении формирования реакций поведения и некоторых физиологических функций организма проводится Д.К. Беляевым на серебристо-черных лисицах. Оборонительные реакции этих животных формируются под ясным контролем генотипа и условий воспитания (Беляев, Трут, 1964). Обнаружено, что у зверей спокойного поведения, не проявляющих агрессивности или трусливости, воспроизводительная функция в сезон размножения наступает раньше, а плодовитость у них выше, чем у трусливых и особенно агрессивных животных. Кроме того, выяснилось, что селекция, ведущая на приручаемость лисиц к человеку и к условиям их клеточного содержания, привела к сдвигу в наступлении течки в сезоне размножения. У наиболее ручных лисиц течка наступала раньше, чем у неселектируемого на "приручаемость" поголовья. У наиболее ручных лисиц зафиксированы отчетливые признаки половой активности осенью — вне сезона размножения. Эти

данные позволили Д.К. Беляеву (1962) обосновать представление о том, что наследственное преобразование функции от моноэстричности к диэстричности осуществляется при участии функциональной активности мозга.

Вероятнее всего, что ведущую роль при этом играет гипоталамус, который непосредственно связан с оборонительным поведением и воспроизводительной функцией. Можно предположить, что у спокойных животных в процессе их индивидуального развития гипоталамические центры, связанные с воспроизводительной функцией, не затормаживаются связанными с оборонительным поведением центрами, которые постоянно находятся в состоянии повышенной возбудимости.

Исследования Д.К. Беляева вскрывают сложную систему корреляционных отношений, реализующихся в процессе индивидуального развития у животных. При этом факторы поведения играют чрезвычайно существенную, а возможно, и ведущую роль. Подводя итог сказанному о закономерностях формирования в процессе индивидуального развития инстинктивных актов поведения, можно высказать несколько соображений.

Во-первых, несмотря на то что инстинкты характеризуются большой шаблонностью в своем выражении, они тем не менее формируются под очень сильным влиянием тех условий, в которых находилось животное в период своего индивидуального развития.

Во-вторых, можно, видимо, выделить три основных пути, по которым идет формирование инстинктивных актов поведения.

1. Подражание особям своего вида, а иногда животным других видов. Несомненно, подражание в формировании инстинктов является одной из форм установления определенных типов традиций, передающихся от поколения к поколению у животных.

2. Запечатление – своеобразная форма образования общественных отношений у животных, в основе которой лежит, видимо, образование жестких структурных контактных соединений между нейронами, которые сохраняются в течение всей жизни.

3. Угашение боязни многообразия раздражителей внешней среды и, наоборот, развитие определенных компонентов инстинктивного поведения под влиянием средовых факторов. Наиболее существенные изменения характера выражения видоспецифических инстинктивных актов наблюдаются в ювенильном периоде индивидуального развития особи.

ОБУЧАЕМОСТЬ

При рассмотрении биологии развития обучаемости нужно ясно представлять себе, что формирование способностей к обучаемости является функцией ряда органов и функцией организма как целого. Можно выделить по крайней мере три фактора, которые оказывают существеннейшее влияние на процесс обучаемости.

Во-первых, созревание самой нервной системы. В этом случае особенно большое влияние оказывает процесс миелинизации отростков нейронов, который продолжается и в постнатальном периоде.

Во-вторых, развитие той врожденной (инстинктивной) основы, на базе которой формируется обучение.

В-третьих, формирование типологических особенностей нервной системы (соотношение процессов возбуждения и торможения), которые, в свою очередь, находятся в большой зависимости от ряда гормональных и гуморальных факторов.

Поскольку собака является классическим объектом изучения условно-рефлекторной деятельности, мы рассмотрим кратко вопрос о созревании центральной нервной системы только у семейства собачьих. Процесс миелинизации ЦНС протекает в постнатальном периоде развития этих животных в два этапа (Фох, 1971). В течение первого этапа (от рождения до 3-недельного возраста) происходит градуальное увеличение содержания миелина в спинном мозге (особенно в его шейном отделе). Затем идет миелинизация подкорковых структур.

Процесс миелинизации разных отделов новой коры не осуществляется синхронно. Наиболее рано (в возрасте 4 недель) начинается миелинизация сомато-сенсорной области; в шестинедельном возрасте она распространяется на другие области коры, такие, как зрительная и слуховая. Процесс миелинизации лобной области имеет наиболее градуальный характер. Несмотря на то что миелин обнаруживается во всех областях коры у 10-недельных щенков, тем не менее его количественное увеличение продолжается до начала периода полового созревания, т.е. приблизительно до 9-месячного возраста.

Ряд исследований, проведенных по изучению биохимического состава мозга и его метаболизма, дают дополнительные данные о сроках созревания мозга собак. Уровень содержания РНК и ДНК (Mandel et al., 1962), так же как уровень содержания аминокислот (Dravid et al., 1965), достигает стабильности состояния к 5-недельному возрасту.

С процессом морфо-биохимического созревания коррелирует и созревание поведения щенят. Щенок достигает определенной степени созревания к 4 неделям постнатального развития, хотя к этому возрасту у него еще недостаточно развита способность к удержанию равновесия в той степени, в которой это осуществляется у взрослых собак.

В возрасте 3,5–4 недель у щенков начинают устанавливаться общественные отношения с окружающими собаками и человеком (Skott, Fuller, 1965; Фох, 1971). Однако внутригрупповые иерархические отношения складываются в окончательном виде в возрасте 52 недель (Pawlowski, Scott, 1956).

Условные рефлексы, согласно данным А.А. Волохова (1959), могут начать образовываться еще в неонатальном периоде жизни щенка (обонятельные, вкусовые, тактильные и вестибулярные), однако условные рефлексы на дистантные раздражители (зрительные и слуховые) не образуются в течение первого месяца жизни щенка.

Сложные условные рефлексы, связанные со зрительным восприятием глубины или с различением четности и нечетности в подаче условно-рефлекторного раздражителя, могут быть образованы лишь после 4–6-недельного возраста щенка (Фох, Spencer, 1969).

Приведенные данные указывают на очевидную зависимость способности к образованию условнорефлекторных связей от морфофизиологического процесса созревания в онтогенезе центральной нервной системы, которая продолжает развиваться после рождения.

Зависимость обучаемости от генотипических факторов и условий воспитания животного показана в работе Хендерсона (Henderson, 1970), выполненной на линейных мышах. Использование метода диаллельного анализа не дало возможности выявить различия в успехе выработки двигательного навыка мышами различного генотипа, содержащимися в стандартных лабораторных условиях. Однако это различие ясно обнаружилось на мышах, воспитанных в обогащенной среде ($p < 0,001$). Таким образом, генетический анализ, выполненный методом диаллельного скрещивания, показал, что ограниченные условия содержания популяции не выявляют роли генетических факторов в выработке навыка добывания пищи, однако это различие ясно выступает у животных, воспитанных в обогащенной среде.

Дальнейшее исследование (Henderson, 1973) показало, что у мышей, выращенных в обогащенной среде, наблюдается тенденция к увеличению размера мозга по сравнению с мышами, выращенными в стандартных условиях клеточного содержания.

Изучение проблемы обучаемости производилось в школе И.П. Павлова в свете его учения о типологических особенностях высшей нервной деятельности.

Мы остановимся только на одном из параметров, определяющем типологические особенности поведения собак, — степени выраженности силы нервной деятельности. Нами (Крушинский, 1947) было проведено исследование на собаках Института эволюционной физиологии и патологии высшей нервной деятельности имени И.П. Павлова (Колтуши) о роли некоторых факторов в формировании степени силы нервной системы. Проведенный анализ, выполненный на 38 потомках, полученных в 10 пометах от скрещивания собак, обладающих разной силой нервной системой, дает некоторое основание считать, что генотипические факторы играют роль в наследственной обусловленности типологических свойств (сила — слабость) нервной системы (коэффициент корреляции между братьями и сестрами $+0,34 \pm 0,10$).

Определенное влияние на степень силы нервной деятельности оказывает пол животного. Нервная система самцов оказалась сильнее, чем у самок ($p < 0,05$). Однако по степени выраженности трусости собаки разного пола исследованной популяции существенно не различались.

Типологические особенности свойств высшей нервной деятельности начинают формироваться у животных в раннем постнатальном периоде онтогенеза. Однако стабильного состояния они достигают в тот период, когда основные морфологические и биохимические процессы в коре мозга достигают уровня, характерного для взрослых животных (Образцова, 1964).

В настоящее время И.В. Равич-Щерба (1974) с сотрудниками показали участие генотипа в формировании основных свойств нервной системы

человека. Проводится работа по сравнению моно- и дизиготных близнецов. Исследование показало, что наблюдаются статистически достоверные различия между моно- и дизиготными близнецами. Влияние генотипа на свойства нервной системы наиболее отчетливо обнаруживается в раннем школьном возрасте (9–10 лет) и у взрослых близнецов (35–50 лет). В подростковом возрасте (13–16 лет) различия между моно- и дизиготными близнецами оказываются менее четкими.

Подводя итог изложенному о биологии развития способности к обучению у животных, можно, видимо, сказать, что фактический материал по этой проблеме собирается пока в основном под углом зрения относительной роли генотипических и средовых факторов.

Биология развития человека является особой областью, в которой накоплен огромный материал. Специфическим фактором в возрастной психологии человека является общение ребенка при помощи речи. Наличие речи дает возможность ребенку получать колоссальную информацию как о материальных, так и об абстрактных понятиях действительности. Однако, как ни велика роль речи для формирования психики ребенка, тем не менее с первых дней рождения, когда фактор речи еще не может оказывать существенного влияния на формирование его поведения, большую роль начинают играть условные рефлексы (Lipsitt, 1969).

Согласно данным Папоусека (Papoušek, 1969), еще в довербальный период развития ребенка информационный процесс играет большую роль в формировании его психики. Ребенок способен к анализу и систематизации получаемой информации, к улавливанию простейших структурных отношений, схем и законов окружающей среды, адаптируя свое поведение в соответствии с ними.

Этот уровень поведения ребенка изучается объективными методами и, несомненно, окажется, как на это указывает Папоусек, весьма важным аспектом исследования путей формирования поведения человека.

РАССУДОЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Экспериментальное изучение рассудочной деятельности на животных практически только начинается. Несмотря на то, что Ч. Дарвин еще в 1871 г. с совершенной определенностью высказал свое мнение о том, что животные обладают "рассуждающей способностью"¹ и что разум человека явился результатом эволюционного развития этого свойства животных, тем не менее эта проблема изучалась очень медленно.

Начало экспериментального изучения этой проблемы надо отнести к исследованиям В. Колера (Köhler, 1921), проведенным в основном на шимпанзе, где было показано, что обезьяны обладают элементарной рассудочной деятельностью.

Исследования, проведенные Келером (Koehler, 1949, 1960), дали возможность оценить способность животных к оперированию числом опознавательных знаков, сигнализирующих пищевое подкрепление. Выяснилось, что среди птиц вороны (*Corvus corax*), а среди млекопитающих бел-

¹Перевод И.М. Сеченова.

ки способны улавливать большее число опознавательных знаков, чем другие виды изучавшихся животных.

Исследование элементарной рассудочной деятельности в нашей лаборатории проводится с использованием двух типов логических задач, которые предлагаются животным (Крушинский, 1958, 1968, 1973а; Крушинский и др., 1968). Первый тип задач выявляет способность животных к экстраполяции. Под экстраполяцией мы понимаем поведенческий акт, связанный с вынесением известной функции на отрезке за его пределы. В опытах изучалась способность животных к экстраполяции пути перемещения пищевого раздражителя. Второй тип задач выявляет способность животных к оперированию размерностью фигур. Для решения этих задач животное должно понять, что объемная приманка может быть вложена только в объемную, но не плоскую фигуру.

Оценка по обоим параметрам, проведенная более чем на 1500 позвоночных животных, дала возможность построить сравнительные ряды. Наиболее высокие показатели по способности к решению предъявляемых задач оказались у обезьян (*Cercopithecus*, *Cebus*), которые без всякого предварительного опыта решают наиболее сложные варианты предлагавшихся задач (Дашевский, 1972). Близкие результаты оказались и у дельфинов (*Tursiops truncatus*); они также сразу решают сложные задачи (Крушинский и др., 1972). Хищные млекопитающие занимают более низкое место; зайцеобразные и грызуны показали относительно низкие результаты по их способности к решению предлагавшихся задач. Среди птиц высокие показатели по способности к решению предлагавшихся задач обнаружены у представителей семейства вороньих. Черепахи (*Emys orbicularis*) и ящерицы (*Lacerta viridis*) решали наиболее простой вариант экстраполяционной задачи (Стешенко, 1969; Очинская, 1971), однако решение усложненного варианта задачи в большинстве случаев было трудно для них.

Исследования, проводимые на рыбах (*Cyprinus carpio*, *Nemichromis bimaculatus*, *Carassius auratus*, *C. carassius*, *Phoxinus phoxinus*), показывают, что эти животные без длительного обучения не в состоянии решать даже самый простой вариант экстраполяционной задачи (Очинская, 1969; Астаурова, 1972).

Проводимое изучение элементарной рассудочной деятельности у животных с неизбежностью ставит вопрос о биологии развития и этой формы высшей нервной деятельности.

Первый вопрос, который встал перед нами, — это роль генотипических факторов в формировании элементарной рассудочной деятельности животных. Исследования, проводимые Л.М. Дьяковой (1972), показывают, что крысы лабораторных линий (КМ, Август, Вистар) не в состоянии решать простейший вариант экстраполяционной задачи. Точно также не могут ее решать и гибриды F_1 . КМ $\times$ Август. Только несколько особей из лабораторных линий были в состоянии решать предлагаемую задачу. Дикie крысы (*Rattus norvegicus*) в подавляющем большинстве решали при первом предъявлении экстраполяционную задачу. Гибриды первого поколения между дикими и лабораторными крысами также решали эту задачу ($p < 0,001$).

О роли генотипических факторов в степени развития рассудочной деятельности у лисиц говорят данные, полученные М.Н. Сотской (1974). Все проведенные исследования показали, что красные лисицы (*Vulpes vulpes*) решают экстраполяционные задачи лучше, чем черно-серебристые (*Vulpes fulvus*) и мутантные вариации этого вида лисиц¹ — платиновые и грузинские ($p < 0,001$). Можно предположить, что семидесятилетнее разведение черно-серебристых лисиц в клеточных условиях привело в результате отсутствия естественного отбора по рассудочной деятельности к распаду тех генотипических констелляций, которые контролируют наиболее высокий уровень этой формы высшей нервной деятельности.

Рассудочная деятельность является формой высшей нервной деятельности, посредством которой без специального обучения возможно решение многообразных задач, характеризующихся определенной логической связью элементов, лежащих в их основе. Посредством рассудочной деятельности улавливаются те законы, которые связывают явления и предметы окружающей среды. Несомненно, рассудочная деятельность является одной из форм поведения, посредством которой животное может наиболее адекватно реагировать на постоянно меняющиеся условия окружающей среды.

Возникает очень серьезный вопрос: возможно ли формирование такого механизма мозга, который без специального предшествующего обучения способен на основе элементарного здравого смысла улавливать наиболее адекватные решения в новой ситуации?

Нами высказана гипотеза, которая описывает возможный вариант такого механизма мозга (Крушинский, 1974). Эта гипотеза может быть сформулирована в виде пяти основных положений.

Положение первое. В основе улавливания эмпирических законов, связывающих предметы и явления окружающего мира, лежит способность отдельных нейронов мозга избирательно реагировать на специфические свойства раздражителей.

Хьюбелом и Визелом (Hubel, Wiesel, 1964) одними из первых в зрительной коре кошек были обнаружены нейроны, реагирующие на специфическое положение раздражителя в пространстве. В настоящее время специфически реагирующие нейроны обнаружены в самых различных отделах мозга. Можно сказать, что мозг построен из элементарных единиц, которые выделяют простейшие характеристики пространства, времени и движения.

Положение второе. Специфичность реакции нейронов определяется разной активностью их генетического аппарата в процессе онтогенетической дифференциации клеток. К настоящему времени ряд исследований указывает на то, что функциональная активность нейронов и определенные формы поведения связаны с генетическим аппаратом (Whiting, 1932; Hotta Benzer, 1970; Ikeda, Kaplan, 1970 a, b; и др.). Например, показано, что циркадный ритм двигательной активности у дрозофил контро-

¹ Исследования (*Vulpes fulvus*) выполнены на животных питомника Института цитологии и генетики Сибирского филиала АН СССР.

лируется одним геном. Мутации одного гена в X-хромосоме привели к возникновению нескольких аллеломорфов. Мухи, гомозиготные (или гетерозиготные) по этим мутантным генам, обладали разным циркадным ритмом двигательной активности (Konopka, Benzer, 1971).

Положение третье. Переизбыточное число нейронов в мозге является необходимым условием для возможности восприятия всех многообразных деталей окружающей среды при улавливании тех законов, которые лежат в их основе. Большие размеры мозга являются также существенным условием, необходимым для упорядоченности его функций при рассудочной деятельности.

На необходимость наличия большого числа нервных элементов в мозге для осуществления процесса мышления неоднократно указывали многие исследователи (Вагнер, 1896; Северцов, 1922; Rensch, 1960). Однако успехи нейрофизиологии и генетики последних лет, о которых указывалось при изложении первого и второго положений, а также некоторые положения современной физики, дают возможность поставить по-новому вопрос о роли переизбыточного числа нейронов в процессе мышления (Крушинский, 1967, 1974).

Если физиологическая активность нейронов детерминирована генетически, то наиболее вероятный путь, по которому шла эволюция мозга у животных, обладающих рассудочной деятельностью, — это переизбыточность нейронов мозга.

Если для осуществления инстинктивного акта достаточно определенного количества нейронов с избирательной способностью к реакции на специфические раздражители, которые объединяются в определенные ядра, то для осуществления рассудочного акта такой механизм недостаточен. Ведь осуществление инстинктивных актов происходит, как правило, в ответ на небольшое число специфических (ключевых) раздражителей, рассудочный же акт выполняется как адаптивная форма высшей нервной деятельности по отношению к условиям внешней среды.

Путь, по которому шла эволюция нервной системы, обеспечивающий возможность образования любых форм условно-рефлекторной деятельности, в основе которой лежит перестройка реактивности нейронов под влиянием индивидуально приобретенного опыта, едва ли мог привести к формированию рассудочной деятельности. Ведь основным правилом образования условного рефлекса является необходимость сочетания во времени действия раздражителей, вызывающих проявление безусловно-рефлекторной реакции (инстинкта) и индифферентных раздражителей. Только после определенного числа сочетаний индифферентные раздражители приобретают свойства сигнализировать собой во времени и пространстве действие безусловнорефлекторного раздражителя. Рассудочный акт поведения в отличие от условного рефлекса может осуществляться без всякого специального обучения.

На основании этого мы считаем, что для возможности осуществления рассудочной деятельности необходимым условием является наличие большого числа нейронов. С увеличением размеров мозга чрезвычайно увеличивается возможность к улавливанию всех деталей окружающей

среды. Мозг человека, состоящий приблизительно из 10^{10} нейронов, каждый из которых имеет многообразную систему контактных соединений, имеет практически безграничные возможности для восприятия и синтеза всего многообразия внешнего мира.

Вероятно, не случайно, что такие животные, как дельфины и обезьяны, которые оказались в наших исследованиях способными без всякого предварительного обучения к решению наиболее сложных вариантов предлагавшихся задач, обладают также весьма большим конечным мозгом.

Какой механизм мог лежать в основе того, что в процессе эволюции создавался орган, который в своих возможностях решения сложнейших задач выходит далеко за пределы той необходимости, которая была у предков современного человека? Ведь наши далекие и близкие предки вынуждены были решать более простые задачи, чем это выпало на долю современного человека!

Оно, рассматривая генетические механизмы прогрессивной эволюции, и в том числе эволюцию интеллекта, проводит аналогию с переизбыточностью молекул антител, которая обеспечивает защиту организма против антигенов, даже не существующих в природе, а созданных человеком. Согласно его мнению, такая система возникла в результате генетической избыточности, обусловливаемой дубликацией генов. В процессе индивидуального развития в множественных копиях генов происходит дивергенция последовательностей оснований, которые возникают в результате накопления мутаций и внутренней рекомбинации. Таким образом, может возникнуть система, несущая огромный резерв переизбыточности, который может быть использован при действии тех агентов, с которыми предки существующих видов не встречались в течение своего филогенеза.

Сходный механизм можно представить и в отношении эволюции количества нейронов конечного мозга. Однако в этом случае, видимо, резерв переизбыточности нейронов, несущих множественные копии генов тех нервных элементов, которые осуществляли более примитивные функции, закреплялся естественным отбором. Эволюция, идущая по пути образования мозга с переизбыточным количеством нейронов, видимо, шла с ранних этапов филогенеза этого органа.

При решении любых логических задач правильность принятия решения является вероятностной. Животные, обладающие даже наиболее развитой рассудочной деятельностью, делают ошибки при принятии решения.

По существующим представлениям, физические процессы, в основе которых лежат дискретные единицы, происходят с тем большей упорядоченностью, чем большее число единиц принимает участие в данном процессе. Приложимость этого принципа к биологическим процессам, в частности к мышлению, была показана Шредингером. Он исходил из положения, что при восприятии мозгом структурной организации среды, процессы, происходящие в мозге, должны быть упорядоченными. Поэтому, чем большее число нейронов принимает участие в процессе мышления, тем большая вероятность в его упорядоченности.

Положение четвертое. Для восприятия отдельных структурных элементов среды и существующих между ними отношений, которые необходимы для решения каждой логической задачи, отдельные нейроны конечного мозга должны объединяться в функциональные констелляции. Такое объединение осуществляется системой контактов (аксодендритными разветвлениями) между нейронами мозга. Сопоставление степени сложности системы контактных соединений между нейронами конечного мозга животных с разной степенью развития их рассудочной деятельности показало четкое совпадение этого параметра развития мозга со степенью развития рассудочной деятельности в пределах классов позвоночных животных (Крушинский, 1970). Физиологическое значение образования функциональных констелляций между нейронами мозга было показано в ряде работ (Hebb, 1949; Ливанов, 1962; и др.)

Как ни велико значение числа нейронов и степени сложности контактных соединений между ними в процессе рассудочной деятельности, этими параметрами мозга, очевидно, можно объяснить только степень многообразия сенсорных возможностей мозга при выполнении рассудочного акта. Важнейшая функция в выполнении рассудочного акта должна принадлежать фактору отбора тех нейронных констелляций, которые лежат в основе наиболее полного улавливания структуры той среды, которая имеет биологическое значение в текущий момент.

Существеннейшим вопросом понимания механизма рассудочной деятельности является рассмотрение тех систем мозга, которые осуществляют отбор наиболее адекватных решений.

Положение пятое. Отбор функциональных констелляций нейронов, необходимых для решения логической задачи, осуществляется при участии сознания. Биологическая значимость решаемой задачи оценивается эмоциями. Сознание (conscious) мы отождествляем с ощущением. Потеря сознания ведет к потере ощущений.

Под сознанием мы понимаем ту функцию мозга, которая связана с восприятием текущих событий окружающей действительности. Это прежде всего сенсорная функция мозга. Сознание в физиологическом понимании не имеет ничего общего с общественным сознанием человека. Это то сознание, которое человек или животное теряют во время наркоза и которое возвращается после его прекращения. На основе сознания происходит синтез восприятия текущих событий в окружающей среде со следами всего пережитого.

Исследования физиологов (в основном монреальской школы) открыли новые пути к изучению тех структур мозга, которые связаны с сознанием. При проведении операций на мозге людей, находящихся в полном сознании, выяснилось, что удаление различных областей коры больших полушарий мозга никогда не приводит к потере сознания. Однако если происходит блокирование путей, соединяющих кору мозга с промежуточным мозгом (в основном с таламусом) или самого промежуточного мозга, то сразу наступает потеря сознания у пациента. Эти факты дали основание Пенфильду и Джасперу считать, что сознание связано со струк-

турами промежуточного мозга. Пенфилдом (Penfield, 1966) было введено понятие центрэнцефалической системы.

Введение понятия центрэнцефалической системы, в которой происходит интеграция функциональной активности передних отделов ствола мозга с деятельностью коры, внесло новые возможности в изучение участия сознания в высшей нервной деятельности.

Мы полагаем, что при помощи того уровня сознания, которое обозначается понятием "я", осуществляется отбор функциональных констелляций нейронов коры мозга, принимающих участие в восприятии тех законов, которые лежат в основе структурной организации среды. В результате такого отбора происходит принятие решения для выполнения наиболее адекватного поведенческого акта в сложившейся ситуации. Однако при выборе наиболее адекватных способов решения задачи необходима информация о ее биологической значимости. Есть все основания считать, что такая информация получается от структур мозга, которые объединяются под названием лимбическая система, придающих поступающей информации эмоциональную окраску.

Морфологически лимбическая система окружает кольцом таламус. Лимбическая система, таламус и кора мозга соединены друг с другом многообразной системой приводящих путей (Powel, 1973).

Эмоции не только приводят к интенсификации поведенческих реакций, как указывал Шеррингтон (Sherrington, 1947), но принимают непосредственное участие в выборе решения.

Таким образом, согласно высказанной нами гипотезе, при выполнении рассудочного акта можно выделить две основные взаимодействующие системы. Во-первых, центральный аппарат восприятия информации (корковые концы анализаторов) и улавливания элементарных законов окружающего мира (ассоциативные поля или зоны перекрытия). Этот отдел мозга состоит из огромного числа нейронов, обладающих разной физиологической активностью, которая формируется в процессе онтогенетической дифференциации генетического аппарата клеток. Во-вторых, фактор отбора и формирование наиболее адекватных программ поведения в ситуации, сложившейся во внешней среде. Фактор отбора складывается из трех основных компонентов: сознания (связанного с сенсорной функцией мозга), памяти о всем пережитом (интеграция сознания и памяти является основным ядром того, что обозначается понятием "я") и эмоций (при помощи которых осуществляется оценка биологической значимости для организма поступающей информации).

Изложенная схема взаимоотношения указанных систем мозга при выполнении рассудочного акта открыла возможности для конкретного физиолого-генетического изучения рассудочной деятельности и позволяет взглянуть на перспективы и пути биологии развития этой формы высшей нервной деятельности.

Имеющиеся у нас данные по морфофизиологии мозга согласуются с высказанной гипотезой. Во-первых, сопоставление успеха решения предлагавшихся задач с нейронной организацией конечного мозга показало, что чем из большего числа нейронов построен мозг и чем совершеннее

система контактных соединений между ними, тем большая вероятность того, что животное обладает более высокоразвитой рассудочной деятельностью (Крушинский, 1970).

Во-вторых, экстирпация префронтального отдела лобной области у кошек и собак, проведенная О.С. Адриановым и Л.Н. Молодкиной (1969, 1972), показала, что животные, лишённые этого отдела ассоциативной коры, на которой происходит конвергенция информации, идущей от всех корковых анализаторов и таламо-лимбической системы, оказываются не в состоянии решать экстренно предложенные экстраполяционные задачи. Однако они могут быть научены их решению. Эти и другие литературные данные указывают на то, что префронтальный отдел лобной области — одна из важных структур мозга, принимающих непосредственное участие в выборе решения при осуществлении рассудочного акта.

В-третьих, самораздражение слабым электрическим током лимбических отделов мозга, которое осуществляют крысы через вживленные в мозг электроды путем нажатия на отодвигающуюся педаль, значительно улучшает успех решения им экстраполяционной задачи по сравнению с движением пищевого раздражителя (Семиохина, Забелин, 1974). Эти данные иллюстрируют роль эмоционального возбуждения в успехе выполнения элементарного рассудочного акта. Высказанная гипотеза о физиолого-генетических механизмах рассудочной деятельности дает основание для рассмотрения некоторых вопросов биологии развития поведения под углом зрения основных положений этой гипотезы.

Поскольку в основе рассудочной деятельности, согласно высказанной нами гипотезе, лежит взаимодействие нескольких систем головного мозга, развитие способностей к полноценной рассудочной деятельности, очевидно, возможно только после созревания каждой из них.

Как было указано выше, функциональная активность коры больших полушарий мозга осуществляется в соответствии с процессом созревания морфологических и биохимических компонентов этого отдела нервной системы. Этот процесс захватывает относительно поздние этапы онтогенеза, заканчиваясь к периоду полового созревания.

Очевидно, сознание — основной компонент фактора отбора адекватных решений — включается у млекопитающих животных с первым вдохом новорожденного. Однако для того чтобы сформировался полноценный фактор отбора, организм должен получить информацию о своем месте в среде обитания. Для этого необходим индивидуальный опыт.

У животных с разной степенью развития рассудочной деятельности время для улавливания элементарных законов, лежащих в основе организации среды, весьма различно. Животные с хорошо развитой рассудочной деятельностью, поступая в наши опыты, оказываются вполне способными к оперированию теми элементарными законами, которые необходимы для решения предлагаемых задач. Животным со слабо развитой рассудочной деятельностью необходим длительный индивидуальный опыт для того, чтобы они научились решать их. Основное различие между обеими группами таких животных сводится к различию в степени развития конечного мозга. У животных с хорошо развитым конеч-

ным мозгом, например у кошек, лисиц (с их достаточно высокодифференцированной корой больших полушарий) и врановых птиц (с их высоко развитым стриатумом по сравнению с большинством семейств птиц), изолированные условия воспитания не оказали существенного влияния на успех решения экстраполяционной задачи по сравнению с животными, воспитанными в менее ограниченных условиях и даже отловленных в диком состоянии (Крушинский и др., 1974).

В формировании полноценного фактора отбора адекватных решений существенное значение имеет, конечно, время созревания эмоций. В этом процессе, помимо формирования лимбической системы, большое влияние, несомненно, должны оказывать эндокринные факторы. Особенно большая роль должна принадлежать периоду активности половых гормонов.

И.П. Павлов указал на огромную роль рефлекса цели для формирования психики человека. Этот специфический рефлекс, в основе которого лежит влечение человека к преодолению трудностей, встающих при достижении намеченной цели, несомненно, играет огромную роль в культурной эволюции человечества. В индивидуальном развитии рефлекс цели, появляясь еще в детстве, несомненно, достигает своего полного развития в зрелом возрасте и может сохраниться до глубокой старости.

Этот рефлекс вместе с ориентировочно-исследовательским рефлексом, который имеется у животных и появляется в раннем детстве у человека, составляет важнейшую основу для стремления к познанию окружающего мира.

Человек со своей высоко развитой корой большого мозга, хранящей огромную информацию, с рефлексом цели, лежащим в основе преодоления любых жизненных препятствий, с огромным разнообразием эмоций является уникальным творением природы. Он способен не только познать законы природы, но и подчинить ее своим целям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Если проанализировать идейную основу, при воздействии которой шло изучение биологии развития поведения, можно выделить два основных пути исследования этой проблемы.

Первый путь — это выяснение роли целого и части в формировании поведения. Когхилл (Coghill, 1929) ясно сформулировал идею о том, что целостная функциональная организация нервной системы является первичным, ведущим фактором, обуславливающим формирование поведения в онтогенезе. Отдельные частные реакции формируются в процессе развития из первичной целостной формы общего поведения, продолжая оставаться под контролем тотальной формы поведения.

В противоположность этой точке зрения высказывается мнение, что функция нервной системы развивается как последовательное включение локальных рефлекторных актов, которые объединяются в сложные двигательные реакции (Barcroft, Barron, 1939: и др.).

Исследования А.А. Волохова (1951) показали, что решение вопроса о

роли целого и части в формировании поведенческих актов в большей степени зависит от филогенетического уровня животного. В эволюции онтогенез саматической деятельности шел в направлении от спонтанных миогенных реакций к спонтанным нейромоторным реакциям, на базе которых развивается рефлекторная деятельность. Последняя рассматривается в качестве общей целостной формы поведения, которая, в свою очередь, дробится на отдельные рефлексы, приспособляющие поведение к конкретным условиям среды обитания организма.

Второй путь изучения биологии развития поведения – это выяснение относительной роли врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведения. Этот путь изучения онтогенеза базируется на генетических исследованиях поведения. Каспери (Kaspari, 1971), исходя из этого метода изучения биологии развития поведения, указывает на то, что формирование поведения осуществляется под контролем генотипа по тем же закономерностям, по которым формируется развитие других морфофизиологических признаков организма. Несмотря на бесспорность высказанного Каспери положения, тем не менее мы думаем, что фенотипический подход к изучению наиболее сложных форм поведения едва ли может быть исчерпывающим.

Мы полагаем, что в основе формирования сложных форм поведения, которые контролируются рассудочной деятельностью, лежит уникальная физиологическая функция мозга, качественно отличающая ее от любых других проявлений жизнедеятельности организма. Этой уникальной функцией является сознание, которое, согласно высказанной нами физиолого-генетической гипотезе рассудка, является центральным ядром фактора отбора наиболее адекватных программ выполнения поведенческих актов.

Можно думать, что сознание является весьма древним "изобретением" природы. Очевидно, основной предпосылкой возникновения сознания являлась необходимость восприятия себя живым организмом в качестве целостного элемента, отделимого от среды его обитания. Когда живой организм начал воспринимать себя в качестве корпускулярной единицы, у него должны были развиваться потребности к активному взаимодействию с окружающей средой.

Можно думать, что такое восприятие себя как чего-то отличного от окружающей среды могло развиваться в филогенезе у животных, обладающих нервной системой, воспринимающей как интероцептивные, так и экстероцептивные раздражения и обладающих центральным аппаратом, на котором может осуществляться конвергенция обоих типов восприятия. Очевидно, необходимым условием для восприятия себя как единицы, качественно отличающейся от окружающего мира, является сличение раздражений, идущих от внешнего мира с интероцептивными раздражениями.

Беспозвоночные животные, видимо, уже обладают такой возможностью. У многоклеточных беспозвоночных животных имеются уже достаточно развитые дистантные рецепторы и нервная система со сложно организованными ганглиями, на которых может осуществляться

конвергенция интероцептивных и экстроцептивных раздражений. Такая конвергенция является, как мы полагаем, первичным условием возникновения элементов сознания как физиологической функции даже у примитивно организованного мозга, каким являются нервные ганглии беспозвоночных животных.

Однако от того момента, когда живые организмы могли начать воспринимать себя как единицы, отличающиеся от окружающей среды, потребовались сотни миллионов лет прогрессивной эволюции нервной системы. Только после этого животные оказались в состоянии улавливать не только отдельные детали окружающей среды, но и структурную организацию внешнего мира и осознавать свое место в нем, как это выпало на долю *Homo sapiens*.

Одной из наиболее характерных черт прогрессивного развития в филогенезе поведения явилась, несомненно, все увеличивающаяся роль индивидуального опыта в онтогенезе, несмотря на наличие врожденной структурной организации мозга, имеющей все предпосылки для осуществления сложнейших форм поведения. Индивидуальный опыт, особенно в раннем периоде онтогенеза, может детерминировать разные типы поведения, которые сохраняются в течение всей последующей жизни. Несмотря на то, что сознание продолжает оставаться в процессе филогенеза важнейшей и, возможно, инвариантной функциональной системой организации поведения, колоссальное усложнение мозговых отделов сенсорной системы (анализаторов), зон перекрытия между рецепторными полями мозга, прогрессивное развитие лобных областей, развитие сложной структурной системы, обеспечивающей эмоциональные ощущения, колоссально увеличивает значение индивидуального опыта в онтогенезе поведения.

Ведь то важнейшее субъективное восприятие себя как материальной части мира предусматривает, как было указано выше, синтез сознания со всем пережитым, что хранится в памяти каждым индивидуумом. В основе этого восприятия и хранения памяти о пережитом хотя и лежит генетически детермированное разнообразие функциональной активности нейронов, однако колоссальную роль в онтогенезе поведения играет образование функциональных констелляций нейронов, которые образуются в процессе улавливания текущих событий настоящего.

Поэтому нам представляется, что онтогенетическое изучение высших форм поведения, в основе которых лежит рассудочная деятельность, является одним из важнейших направлений биологии развития. Оно может внести не только существенный вклад в познание закономерностей формирования поведения отдельных индивидуумов, но должно подвести к чрезвычайно важной проблеме о роли рассудочной деятельности в формировании общественных отношений в животном царстве. Эта проблема, безусловно, относится к одному из важных разделов биологии развития. Первые существенные шаги в ее разработке были сделаны этологами, в основном Лоренцом (Lorenz, 1935), показавшим огромное значение индивидуального опыта в выборе того сообщества, в которое включится животное.

Другое направление изучения общественных отношений — это выяснение многообразия форм общественных отношений у животных, обладающих различной степенью развития и рассудочной деятельности. Имеются основания считать (Krushinskii, 1973), что развитие рассудочной деятельности является ведущим фактором, определяющим многообразие общественных отношений в сообществе позвоночных животных. Чем выше уровень рассудочной деятельности, тем многообразнее формы общественных отношений. В основе структурной организации сообщества лежат не только территориально-иерархические взаимоотношения, но появляются взаимопомощь, сотрудничество, элементы осмысленно альтруистических актов.

Таким образом, мы полагаем, что проблема биологии развития поведения является весьма многообразным разделом биологии, которая развивается на стыке ряда биологических дисциплин, далеко уходящих от тех вопросов, на которых начались первые этапы развития этой науки, — выяснения роли части и целого в онтогенезе поведенческих реакций и изучения удельного веса врожденных и индивидуально приобретенных компонентов в формировании поведения.

ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ СЛОЖНЫХ ФОРМ ПОВЕДЕНИЯ В НОРМЕ И ПАТОЛОГИИ*

Поведение высших позвоночных животных и человека чрезвычайно гетерогенно. С.Н. Давиденков (1947) указывал на то, что вопрос о "вариациях нормы" высшей нервной деятельности человека и отношение этих нормальных вариаций к патологии высшей нервной деятельности является основным положением невропатологии. На чрезвычайно большую гетерогенность как нормального, так и патологического поведения указывает также Оливерิโอ (1975).

Генетика поведения является той наукой, в которой соприкасаются важнейшие проблемы ряда крупных дисциплин: генетики, физиологии, биохимии, биологии развития, эволюционного учения. Генетика поведения, без которой невозможно изучать гетерогенность поведения, является тем фундаментом, который лежит в основе невропатологии и психиатрии. Одной из важнейших задач, стоящих перед генетикой поведения, является объективное экспериментальное изучение рассудочной деятельности.

И.М. Сеченов настоятельно указывал на то, что при изучении основ мышления необходимо исследовать простейшие психические акты у животных.

Задача настоящей статьи — рассмотреть роль центральных механизмов

*Физиология человека. 1979. Т. 5, № 3. С. 500—509.

нервной системы в проявлении и выражении нормальных и патологических особенностей поведения.

Метод исследования — детальное изучение фенотипики признаков поведения с выделением элементарных поведенческих реакций и основных физиологических функций нервной системы, во взаимодействии которых осуществляется формирование поведения.

Сформулированная нами ранее гипотеза (Крушинский, 1938, 1960, 1977) и на сегодняшний день способствует пониманию интеграции нормального и патологического поведения как животных, так и человека. Конкретно эта гипотеза заключается в следующем: проявление и выражение любых генов, принимающих участие в формировании как нормальных, так и патологических поведенческих актов тем выше, чем выше общая возбудимость нервной системы; механизмом, препятствующим проявлению и выражению как нормальных, так и патологических признаков, является тормозный процесс.

Возбуждение и торможение контролируется генотипом и находится в относительно простых эпистатических отношениях¹. Результатом их взаимодействия определяется уровень возбудимости.

Положением о роли возбудимости в проявлении и выражении любых признаков поведения можно, по-видимому, объяснить, почему талантливые люди и их родственники нередко страдают различными формами нервно-психических заболеваний. Это может происходить потому, что в семьях повышенно возбудимых людей любые особенности поведения, как нормальные, так и патологические должны иметь наиболее яркую форму своего выражения.

Проблема генетической связи между талантливостью и нервно-психическими заболеваниями, обсуждаемая в течение нескольких десятилетий (Геккер, 1924; Ганушкин, 1934; Эфроимсон, 1976), до настоящего времени не получила экспериментального физиолого-генетического развития.

В основу настоящей работы положены результаты планомерного фенотипического анализа нормальных и патологических признаков поведения.

Отправной точкой экспериментального исследования послужила попытка объяснить причину появления чрезвычайно трусливого потомства при скрещивании двух пород собак: немецких овчарок и восточносибирских (гиляцких) лаек, которые сами не были трусливыми. Исследования показали, что в основе такого гетерозиса лежит комбинация повышенной возбудимости (передающейся от немецких овчарок) с генетически обусловленной трусостью, которая не проявлялась у гиляцких лаек. При повышении возбудимости в результате инъекций кокаина эти собаки делались трусливыми (Крушинский, 1938).

Дальнейшие исследования, проводимые на собаках и крысах, показали, что уровень возбудимости является весьма существенным фактором

¹Эпистаз — подавление одной аллельной пары другой, не аллельной. Эпистаз встречается на всех стадиях онтогенеза.

в проявлении и выражении различных актов поведения, которые могут быть отнесены к категории безусловных рефлексов (инстинктов). Чем выше возбудимость, тем больше вероятность проявления различных особенностей поведения в фенотипе. Было показано, что акты поведения, формирующиеся под ведущим влиянием обучения, также в значительной степени зависят от уровня возбудимости нервной системы.

В наших экспериментах одним из показателей возбудимости служила двигательная активность собак. Была обнаружена положительная корреляция между успехом обучения и уровнем двигательной активности собак (Крушинский, 1960).

Большое значение в проявлении и выражении признаков поведения имеет сила нервной системы. Под силой нервной системы понимается "работоспособность нервной системы", определяемая пределом возбуждения нейрона мозга и, как показали наши исследования, возможностью тормозного процесса купировать застойное возбуждение (Крушинский, 1960).

В Институте физиологии им. И.П. Павлова нами была проведена обработка данных по исследованию силы нервной системы у собак. Анализ результатов скрещивания, а также вычисление коэффициентов корреляции между силой нервной системы братьев и сестер ($r = +0,34 \pm 0,10$) показал генотипическую обусловленность силы нервной системы. Уровень силы тормозного процесса как одного из компонентов возбудимости нервной системы связан с проявлением некоторых генотипически обусловленных форм поведения. Так, например, собаки, обладающие слабым типом нервной системы, в подавляющем большинстве (15:1) были трусливыми (Крушинский, 1947).

Сила нервной системы имеет значение и при выработке индивидуально приобретенных навыков. При легких условиях обучения (когда дни обучения чередуются с днями отдыха) между успехом обучения и силой нервной системы не наблюдалась положительная корреляция. Однако в более трудных условиях удавалось обнаружить положительную корреляционную связь.

Таким образом, на первом этапе проводимого нами исследования собранный фактический материал не опровергал гипотезу о значении уровня возбудимости и силы тормозного процесса в проявлении и выражении нормальных поведенческих актов, какими являются инстинкты и условные рефлексы.

Экспериментальное изучение роли возбуждения и торможения в патологии нервной деятельности было проведено нами на модели рефлекторной (или аудиогенной) эпилепсии крыс.

В результате селекции¹ нам с Л.Н. Молодкиной удалось вывести популяцию крыс (КМ), у которых практически в 100% при действии звукового раздражителя развиваются интенсивные судорожные припадки (вместо 10–15% у исходной популяции). Популяция крыс КМ дала возможность

¹Селекция ведется в течение 32 лет при стадном разведении с постоянным отбором высокочувствительных крыс к действию звукового раздражителя.

изучать в модельных опытах разные патофизиологические признаки: аудиогенную подкорковую эпилепсию, миоклонические корковые судорожные припадки и нарушения сердечно-сосудистой системы (с летальными исходами) при действии звуковых раздражителей.

Методом диаллельного скрещивания было показано, что высокая чувствительность крыс к действию звукового раздражителя обуславливается системой рецессивных генов (Романова, 1975).

Проведенное исследование различных патологий на полученной нами генетической модели подтвердило высказанную гипотезу о значении возбуждения и торможения в проявлении и выражении ряда тяжелых функциональных патологий мозга и сердечно-сосудистых нарушений. При звуковой эпилепсии крыс первым симптомом патологического процесса является бурное двигательное возбуждение, которое заканчивается судорожным припадком. Применение фармакологических препаратов, вызывающих возбуждение (кофеин, стрихнин), оказывало однозначный эффект: сокращение латентного периода двигательного возбуждения и усиление интенсивности судорожного припадка. Применение транквилизаторов и седативных средств (бром, люминал и др.) оказывало обратное действие.

Электрофизиологическое исследование показало наличие резких изменений биопотенциалов в коре и подкорковых структурах мозга. Патологическое возбуждение при судорожном припадке начинается в продолговатом мозге, откуда оно распространяется по специфическим (слуховым) и неспецифическим путям в верхние отделы центральной нервной системы. В коре больших полушарий патологическая активность регистрируется только во время миоклонических судорог, которые появляются после многократных звуковых воздействий. Проведенный физиолого-генетический анализ показал значение взаимодействия между возбуждением и торможением в формировании припадков рефлекторной эпилепсии, которое обуславливает "фенотипический узор" патологического процесса.

В развитии судорожного комплекса экспериментальной эпилепсии у крыс выступают основные компоненты феногенетического процесса, выделенного Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1930): проявление, выражение и специфичность.

Важнейшим этапом в проводимой нами работе была селекция крыс линии КМ на затяжное возбуждение, которое продолжается после выключения звука в течении 20–30 мин. Когда путем селекции была выведена линия крыс с затяжным возбуждением, у них обнаружилась значительная гетерогения в реакции на применяемые звуковые раздражители. Эта гетерогения поведения выражалась в появлении фазовых состояний нервной системы. В норме реакция организма на внешний раздражитель подчиняется закону силовых отношений: в ответ на сильное раздражение возникает сильная реакция, на слабый – слабая. При резком возбуждении мозга закон силовых отношений перестает действовать и появляются новые отношения между раздражителями и ответной реакцией организма (Крушинский и др., 1952).

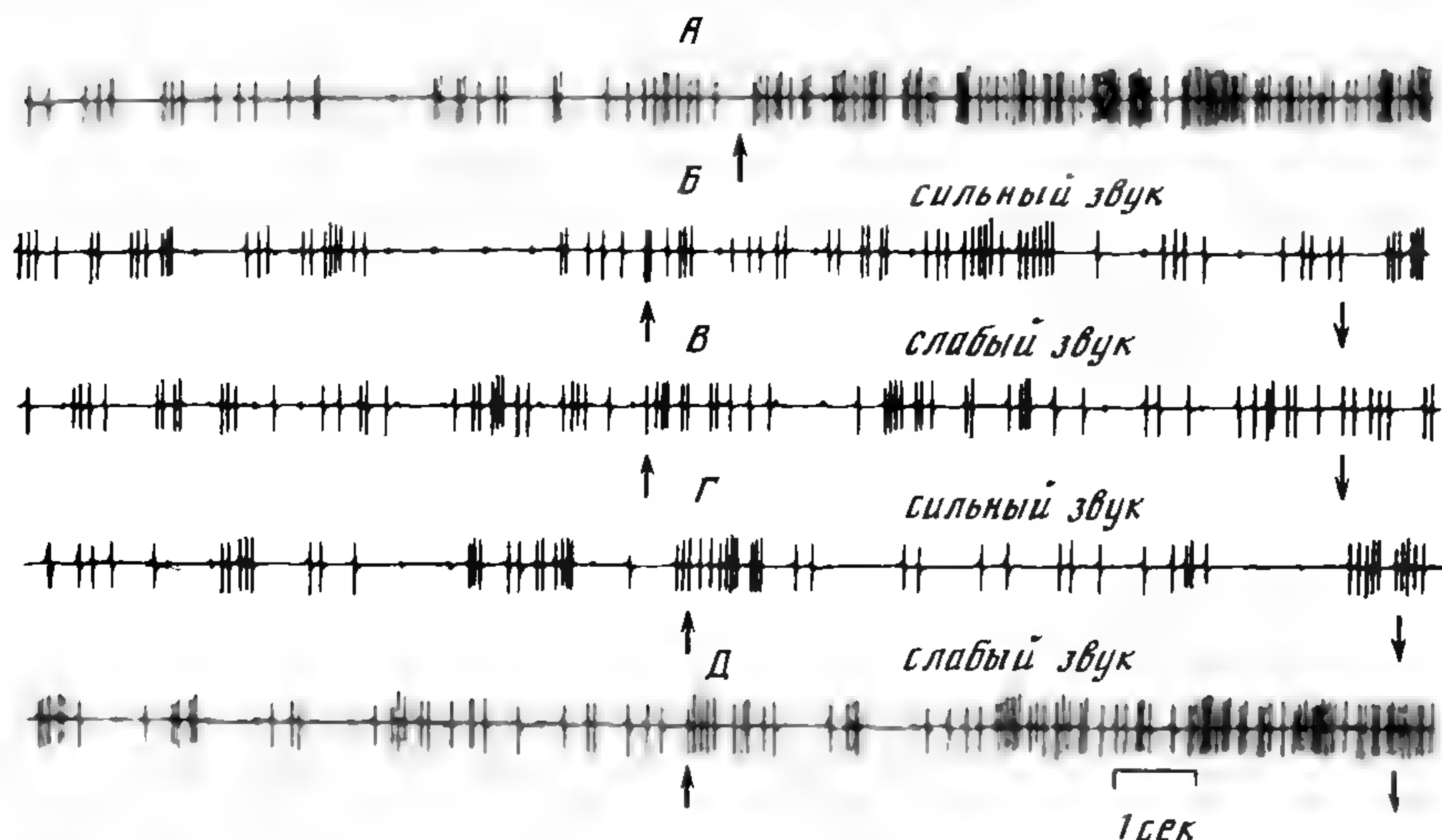


Рис. 1. Парадоксальная стадия при регистрации импульсной активности нейрона продолговатого мозга

А — увеличение импульсации на звук при полутораминутной экспозиции; Б, В — силовые; Г, Д — парадоксальные отношения



Рис. 2. Кривые, характеризующие изменения процессов возбуждения и торможения и их взаимодействующей

И.П. Павлов, обнаружив это явление на собаках, назвал его запредельным торможением и рассматривал в качестве защитной реакции нервной системы. Крупный отечественный психиатр В.Л. Осипов посредством запредельного торможения объяснял симптомокомплекс ряда тяжелых психических заболеваний человека, в том числе шизофрении (Ленц, 1925).

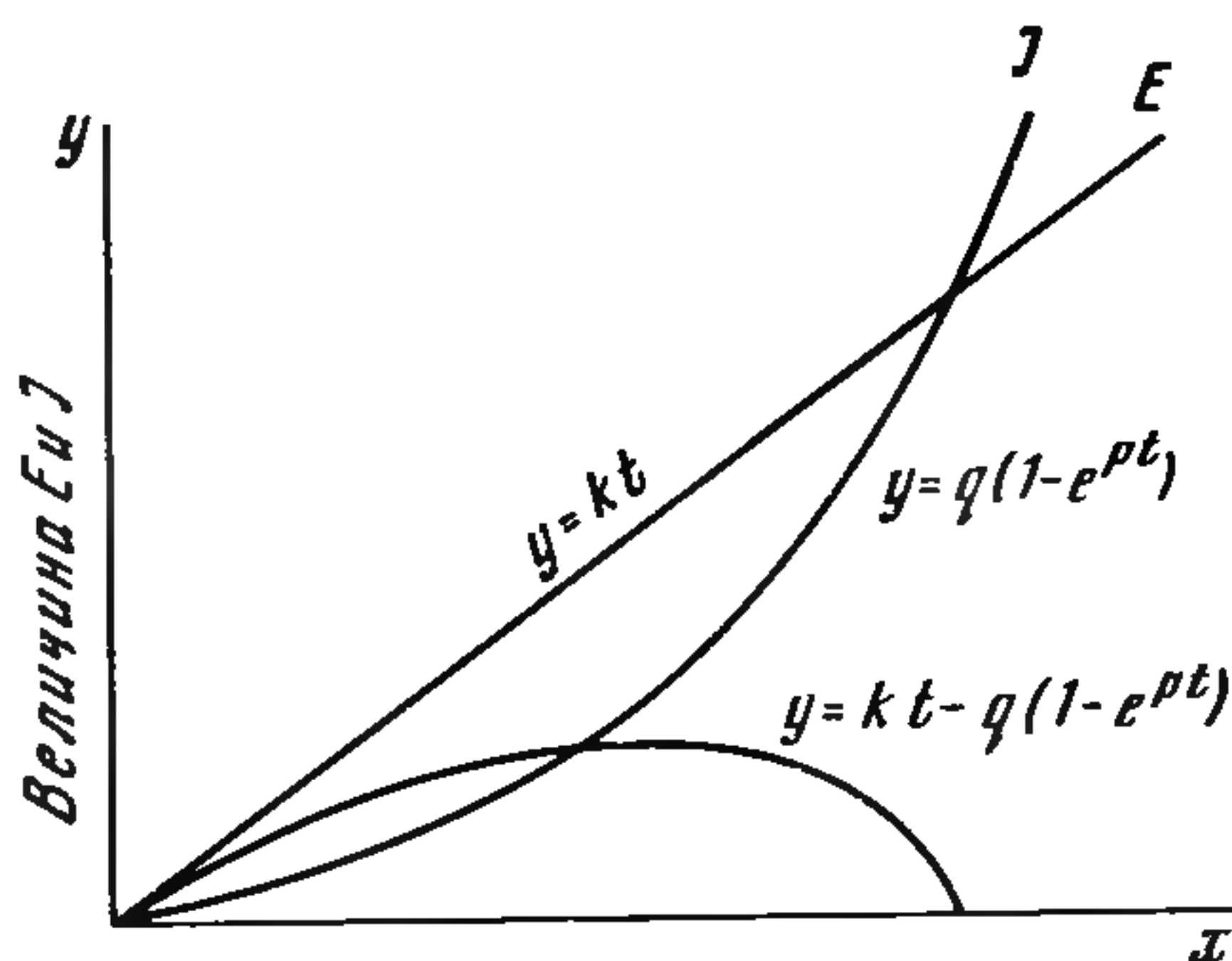
Полученная на крысах генетическая модель запредельного торможения открыла практически неограниченные возможности в изучении закономерностей развития перевозбуждения мозга и тех защитных механизмов, которые используются нервной системой против его вредоносного действия. Феногенетическое описание запредельного торможения на поведенческом уровне у крыс подтвердилось при изучении суммарной и импульсной активности нейронов продолговатого мозга (Семиохина, Цурита, 1974) (рис. 1). Можно предположить, что все многообразие фаз запредельного торможения, полученное на генетической модели,

сводится к простым количественным изменениям взаимоотношения между процессами возбуждения и торможения во времени.

Нами была высказана гипотеза, что многообразие фаз запредельного торможения может быть объяснено при допущении, что возбуждение по мере действия стимулирующего раздражителя нарастает в линейной зависимости от времени, а торможение, индуцируемое возбуждением, — по

Рис. 3. Осциллограмма, полученная на модели. Воспроизведение всех фаз параболы, обнаруженных в опытах со звуковой экспозицией крыс

Стадии: I — силовая; II — уравнивающая; III — парадоксальная; IV — затяжное возбуждение; V — инвертированная



экспоненте (рис. 3). Возбудимость мозга, которая определяет все многообразие обнаруженных фаз запредельного торможения, выступает как разность уровней возбуждения и торможения. Проверка предполагаемых взаимоотношений между возбуждением и торможением была осуществлена при помощи построения математической модели Г.В. Савиновым (1962). Технически построенная модель была осуществлена на электронной машине.

На блоке усилителя набрана нелинейная характеристика, которая соответствует кривой изменения возбудимости во времени (см. рис. 3). На осциллограмме, полученной на модели (рис. 2), описанная схема воспроизводит зарегистрированные в опыте на животных взаимоотношения между раздражителем и ответной реакцией организма. Полученные данные с построением математической модели изменения функционального состояния системы по времени хорошо объясняют гетерогению проявления и выражения нормальных и патологических реакций поведения в фенотипе и находятся в соответствии с высказанной рабочей гипотезой.

Нет необходимости говорить здесь о биологическом значении описанной системы саморегуляции. Она, несомненно, весьма целесообразна. Пока эта система работает сбалансированно, опасности для жизни организма практически нет. Однако когда эта сбалансированность нарушается, резкое возбуждение мозга может привести к летальному исходу. В наших опытах это достигалось в тех случаях, когда после звуковой экспозиции делался перерыв. В этом случае 12% подопытных животных гибнут от острых нарушений кровообращения. Почти у всех погибших особей наблюдаются тяжелые кровоизлияния в мозг (Крушинский, Флесс, Молодкина, 1952; Крушинский, Пушкарская, Молодкина, 1953). Если перед началом звуковой экспозиции повысить возбудимость нервной системы введением кофеина или тироксина, летальные исходы зна-

**Таблица 1. Влияние гипертиреоидизации на частоту смертей
при нервной травме**

Группа животных	Число крыс в опыте	Из них погибло	
		абсолютное число	%
Гипертиреоидизированные	103	69	66,9
Контрольные	108	9	8,3

чительно учащаются (Крушинский, Доброхотова, 1957) (табл. 1). И наоборот, если звуковую экспозицию проводить в камере с повышенным содержанием CO_2 , который снижает возбудимость, летальных исходов не бывает (Крушинский и др., 1960). На этом примере хорошо видно, какое значение имеет повышенная возбудимость для течения патологического процесса: она является тем фоном, на котором проявляются самые различные патологии, связанные с функциональным состоянием нервной системы.

Экспериментальное изучение каких-либо генетических или физиологических проявлений талантливости в модельных опытах на животных невозможно. Однако животные, так же как и человек, обладают элементарной рассудочной деятельностью, уровень развития которой является важнейшим компонентом талантливости.

Наша лаборатория в течение 25 лет изучает объективными физиолого-генетическими методами биологические основы рассудка в экспериментах на животных. Предпосылкой для проведения таких исследований послужило то, что нам удалось определить наиболее существенные черты рассудочной деятельности. Мы считаем, что поведенческий акт может быть оценен как рассудочный, если он выполняется адекватно в новой обстановке в результате оперирования эмпирически уловленными законами, связывающими явления и предметы внешнего мира.

Нам удалось выделить три формы поведения, которые выполняются как человеком, так и животными на основе оперирования эмпирически уловленными законами природы: первая связана со способностью к экстраполяции (Крушинский, 1958); вторая – с оперированием пространственными отношениями между геометрическими фигурами (Крушинский, 1968); третья – с определением закономерности перемещения объекта в пространстве (Крушинский, Попова, 1978).

В результате проведенных исследований удалось изучить отдельных представителей всех классов позвоночных животных, от рыб до обезьян и дельфинов, и начать исследования на людях.

Исследование показало несомненную роль генотипических факторов в полиморфизме по рассудочной деятельности. Об этом говорят исследования, проведенные на крысах (Крушинский, 1977а). При сравнении

лабораторных крыс с пасюками и гибридами, несущими долю генотипа пасюков, наблюдаются ясные различия в успехе решения предъявляемого теста и развитие неврозов после правильного решения задачи.

Удобным объектом для изучения генетики поведения являются мыши различных инбредных линий. Нашей лабораторией совместно с отделом эмбриологии ИЭМ АМН СССР было проведено исследование на мышах нормального кариотипа и мышах, несущих в своем кариотипе робертсоновские транслокации (Крушинский и др., 1976). Оказалось, что у мышей разных линий доля особей, правильно решивших задачу, недостоверно отличается от 50%-ного (случайного) уровня. Однако мыши, гомозиготные по транслокации Т, ИЭМ (Rb/8, 17/T, ИЭМ), в достоверном большинстве случаев решают задачу на экстраполяцию правильно как при первом, так и при многократных предъявлениях.

Исследования, проводимые по селекции мышей на различный размер мозга, также показали, что генотипические факторы оказывают влияние на способность к экстраполяции у животных разных линий. Селекция на большой и малый вес мозга была начата на основе гетерогенной популяции, полученной путем скрещивания шести инбредных линий лабораторных мышей. Критерием для селекции служила регрессия, связывающая два признака — все тела и вес мозга. Уже с четвертого поколения установилось достоверное ($p < 0,001$) различие среднего веса мозга у сублиний "большой" и "малый мозг". К 14-му поколению это различие достигло 63 мг. Доля правильных решений у сублинии "малый мозг" оказалась достоверно выше 50%-ного случайного уровня, но начиная с 13-го поколения селекции правильные решения у обеих сублиний снизились до 50%-ного случайного уровня. На основании проведенных исследований может быть сделан вывод, что различие в весе мозга не является ведущим фактором у особей, принадлежащих к одному виду, в решении элементарной логической задачи. Однако полученные данные указывают на изменение способности к экстраполяции у мышей селекционированных линий.

Проведенные опыты на крысах, мышах и сравнение способности к экстраполяции красных лисиц (*Vulpes vulpes*) и серебристо-черных (*Vulpes fulvus*) показали влияние генотипа на элементарную рассудочную деятельность у животных (Сотская, 1974). Сравнение уровня рассудочной деятельности диких и одомашнированных форм показало, что одомашнированные животные, как правил, обладают менее развитой рассудочной деятельностью, чем их дикие предки (Крушинский, 1977). Наиболее вероятной причиной такого различия является ослабление пресса естественного отбора у одомашнированных животных. Ослабление действия естественного отбора приводит к увеличению изменчивости фенотипа и распаду полигенных систем, обеспечивающих наиболее высокие формы приспособления организмов к многообразным изменениям среды обитания. Такая дезинтеграция коадаптированных генетических систем является результатом дестабилизирующего отбора (Беляев, 1972).

При исследовании рассудочной деятельности у животных, которое проводится разными методами, мы столкнулись с неожиданным фактом:

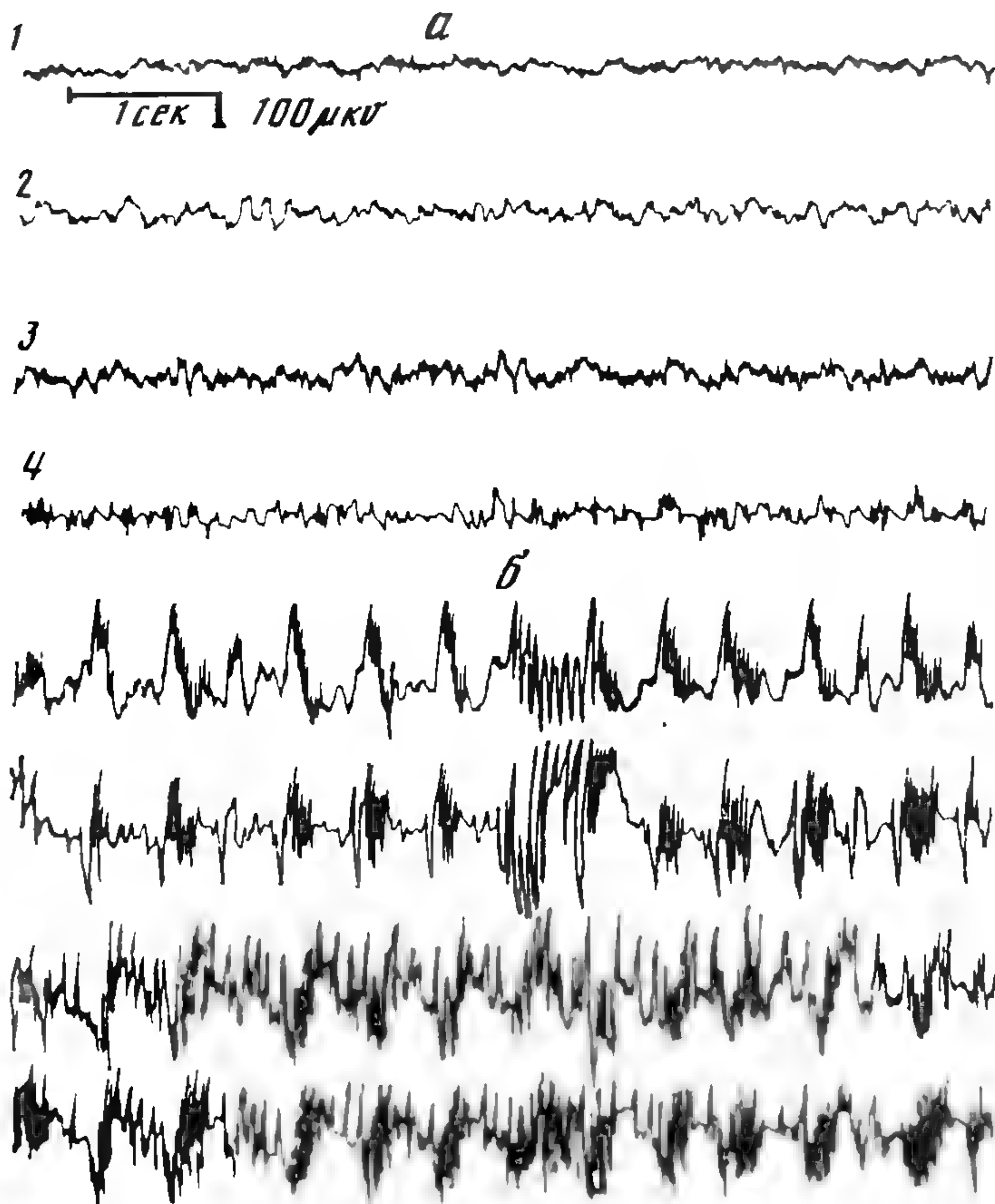


Рис. 4. Электроэнцефалограмма крысы после пяти правильных решений
а — фон; *б* — после решений задачи; 1 — сенсомоторная область коры; 2 — дорсальный гиппокамп, 3 — септум; 4 — латеральное поле гипоталамуса

появлением при решении предъявляемых тестов неадекватных форм поведения. Практически среди животных всех исследованных таксономических групп встречаются особи, у которых после нескольких правильных решений поведение во время эксперимента настолько меняется, что дает основание предполагать развитие какой-то патологии.

Электрофизиологические исследования, проводимые на крысах и черепахах, показали, что при решении предъявляемых задач наблюдаются высоковольтные разряды и комплексы пик-волна, которые характерны для эпилептического припадка. Патологические разряды регистрировались одновременно как в корковых, так и подкорковых структурах мозга (Семиохина и др., 1976) (рис. 4).

Результаты этих исследований позволяют прийти к заключению, что при решении незнакомых для животных логических задач может разви-

Таблица 2. Правильные решения у серых крыс, селекционированных на высокий уровень способности к экстраполяции, %

Поколение	Число животных	Животные с правильными решениями, %		Поколение	Число животных	Животные с правильными решениями, %	
		одно предъявление	десять предъявлений			одно предъявление	десять предъявлений
P	61	65,6	30,5	F ₃	126	55,6	15,0
F ₁	144	66,0	17,4	F ₄	90	60,0	9,3
F ₂	115	65,2	10,5				

ваться резкое возбуждение мозга, которое широко иррадирует по отдельным мозговым структурам. Оно приводит к появлению неадекватных реакций поведения: животное начинает бояться экспериментальной обстановки, убегает от нее и т.д. Очевидно, можно предположить, что не только у животных, но и у людей напряжение рассудочной деятельности, которое неизбежно в период творческой работы, может привести к резкому возбуждению мозга и появлению ряда патологических симптомов.

Удивительная, но вполне объяснимая связь между рассудочной деятельностью и патологией выступает при селекции. В лаборатории постнатального онтогенеза ИБР АН СССР у двух domestikированных линий паюков (*Rattus norvegicus*) Н.Л. Крушинской и И.Л. Дмитриевой ведется селекция на способность крыс к экстраполяции. Отбор проведен в четырех поколениях (см. табл. 2).

Никакого эффекта улучшения рассудочной деятельности не обнаружено. Наоборот, было установлено, что от поколения к поколению уменьшается число хорошо решающих крыс и увеличивается число особей, с которыми трудно проводить опыты. Доля правильных решений резко уменьшается после первого предъявления задачи. Это обусловлено большой "нервозностью" крыс, которые плохо адаптируются к экспериментальной обстановке: стремятся убежать из нее или забиваются в угол камеры. Подобное же явление наблюдалось ранее и в нашей лаборатории.

Полученные данные о появлении невротиков в линиях крыс, селекционированных по признаку высокой рассудочной деятельности, едва ли случайны. Наиболее логичное объяснение этого факта сводится к следующему. При селекции на высокий уровень рассудочной деятельности отбираются в первую очередь наиболее возбудимые особи. Такие животные весьма предрасположены к всевозможным формам неврозов. Развитие неврозов мешает выявлению рассудочной деятельности, что и выражается в уменьшении процента в селекционируемых линиях крыс, хорошо решающих задачи. Сказанное предположение может быть проверено экспериментально. Если оно справедливо, то введение селекционированным крысам седативных средств должно уменьшить уровень возбудимости и ослабить или полностью купировать неадекватные формы их поведения.

Одним из ярких выражений неадекватности поведения явилась парадоксальная реакция на отодвигающийся за ширмой корм в опытах с экстраполяцией. В этом случае крысы шли не за кормом, а в противоположном направлении. Введение таким крысам мепробамата полностью купировало эту парадоксальную форму поведения. Ряд крыс начал адекватно решать предъявленную задачу.

Приведенные данные являются убедительной иллюстрацией значения уровня возбудимости как модификатора поведения и согласуются с высказанной рабочей гипотезой.

Таким образом, поднятая проблема о значении центральных механизмов нервной деятельности в фенотипическом выражении отдельных, частных, генотипически обусловленных особенностей переросла в более общую проблему — о регуляторном значении центральных механизмов нервной системы в фенотипической гетерогении поведения. В основе этой гетерогении лежит взаимодействие основных нервных процессов возбуждения и торможения, которое в каждый текущий момент определяет состояние возбудимости нервной системы.

Фенотипическая гетерогения поведения может быть разделена на две принципиально разные группы. К первой следует отнести гетерогению, являющуюся отражением взаимодействия основных нервных процессов: возбуждения и торможения. Основной характеристикой этого типа гетерогении являются парабиотические стадии, которые проявляются при разном уровне возбудимости нервной системы. В этом случае защитные механизмы, приводящие к стабилизации системы, являются источником гетерогении поведения. Ко второй группе мы относим гетерогению, обусловленную тем, что разный уровень возбудимости нервной системы оказывает модифицирующее влияние на проявление и выражение специфических особенностей поведения.

Проведенное исследование показало огромную роль центральных физиологических механизмов в фенотипической изменчивости как нормальных поведенческих актов, так и патологических реакций организма. Вместе с тем оно дало возможность убедиться в том, что в основе фенотипической корреляции между нормальными и патологическими признаками поведения лежит универсальный центральный механизм нервной системы, интегральное выражение которого определяется уровнем ее возбудимости.

Вероятно, одним из наиболее актуальных направлений регуляции фенотипической изменчивости поведения как в норме, так и при патологии является управление центральными физическими механизмами функций нервной системы; управление уровнем возбудимости целого мозга.

Нам кажется, что эта проблема имеет не только научно-познавательное (теоретическое) значение, но может представлять интерес и для медицины. В связи с этим нами начаты исследования на людях по изучению элементарных компонентов невербальной формы мышления (Крушинский, Попова, 1976). Работа проводится в настоящее время в двух направлениях: во-первых, изучается феноменологическая структура логической задачи, которая может быть предъявлена как животным, так и человеку;

во-вторых, изучается роль генотипа в невербальной форме мышления человека. Для решения предъявляемой задачи человек или животное должны уловить закон перемещения предмета в пространстве. Задача состоит из двух основных компонентов: необходимо на основании проб и ошибок уловить закономерность перемещения объекта в пространстве при каждом последующем предъявлении задачи; определить шаг перемещения объекта. Первый этап – улавливание направления перемещения предмета осуществляется на основе способности к экстраполяции. Вторым этапом – улавливание шага перемещения объекта. Для этого индивидуум должен оперировать понятием размера ("больше", "меньше", "равно"). Оказалось, что улавливание шага перемещения является более трудной задачей, чем определение направления перемещения объекта.

Задача была предложена 1073 испытуемым в возрасте от 2 до 25 лет. Показано, что успех решения задачи зависит от возраста. Некоторые дети уже в возрасте от 3 лет начинают решать задачу. Постепенно доля испытуемых, решающих задачу, увеличивается и достигает к 17–20 годам 80% (у студентов). Следует отметить, что период школьного образования не оказывает существенного влияния на кривую успеха решения задачи от возраста.

Анализ проведен на 140 парах монозиготных и дизиготных близнецов и 70 парах неродственных особей, возраст которых соответствовал возрасту близнецов¹. Было обнаружено большое сходство в решении задачи у близнецов. Статистически достоверное сходство в решении ($p < 0,001$) наблюдается лишь в монозиготных парах. Результаты анализа полученного материала дают основание допустить роль генотипических факторов в невербальном мышлении человека.

Необходимо подчеркнуть, что одной из важнейших задач физиолого-генетического исследования является экспериментальное изучение роли центральных физиологических механизмов нервной деятельности в проявлении и выражении как нормального, так и патологического поведения.

Уровень возбудимости мозга является важнейшим фактором, обуславливающим проявление и выражение различных форм поведения в фенотипе.

Несомненно, что перевозбужденный мозг – главнейший источник весьма тяжелых патологий (как нервно-психических, так и сердечно-сосудистых). Поэтому управление уровнем возбудимости мозга является важнейшей задачей, которая может быть решена только совместными усилиями специалистов в области физиологии, медицинской генетики, патофизиологии, биохимии и фармакологии.

Использование генетических моделей, полученных на животных, явится важнейшим этапом в разработке методов управления уровнем возбудимости мозга.

¹В сборе материала принимала участие Т.Батракова.

НЕКОТОРЫЕ АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ГЕНЕТИКИ ПОВЕДЕНИЯ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ*

Исследования по генетике поведения начались почти с самого начала нынешнего столетия, когда законы Менделя стали достоянием широких кругов биологов.

При этом выяснилось, что признаки поведения и особенности высшей нервной деятельности как животных, так и человека наследуются по тем же законам, по которым наследуются морфологические, физиологические и биохимические особенности организма. Они наследуются по законам Менделя. Однако чрезвычайно большая зависимость формирования поведения от внешней среды и ряда модификаторов затрудняла обнаружение путем гибридологического анализа монофакториального характера наследования особенностей поведения животных.

Тем не менее при помощи этого классического метода генетики удалось установить, что наследование некоторых нормальных и патологических форм поведения осуществляется посредством одного или двух генов.

Примером монофакториального наследования патологической формы поведения может служить различная чувствительность мышей к действию звукового раздражителя в исследованиях Коллинса и Фуллера (Collins, Fuller, 1968).

Повышенная чувствительность к звуку соответствует модели монофакториального рецессивного наследования.

Дальнейший анализ показал, что локус, контролирующий этот признак, коррелирует с VIII группой сцепления, в которую входит несколько известных локусов (Collins, 1970). Приведенные примеры показывают, что даже у млекопитающих возможен подход к выяснению хромосомной локализации генов, контролирующих определенные формы поведения.

Имеются основания считать, что эффект положения генов или другие тонкие механизмы хромосомных перестроек могут влиять на особенности поведения.

Исследования, проводимые Отделом эмбриологии Института экспериментальной медицины АМН СССР совместно с Лабораторией физиологии и генетики поведения МГУ, выявляют у мышей с транслокацией T_1 ИЭМ лучшую способность к решению элементарной логической задачи, построенной на необходимости экстраполирования, чем у мышей, у которых отсутствует эта транслокация (Крушинский и др., 1976). Если это подтвердится, то значение транслокаций для популяционной генетики и эволюции может быть рассмотрено с новых позиций.

Несмотря на то что при изучении генетики поведения в отдельных случаях удается установить относительно простую зависимость между генетическим аппаратом и особенностью поведения, тем не менее в

*Физиологическая генетика и генетика поведения. Л.: Наука, 1981. С. 6—18.

большинстве случаев фенотипическое выражение определенного акта поведения в чрезвычайно большой степени зависит от внешней среды и многообразия генетических влияний на исследуемый признак поведения (Fuller, Thompson, 1960; Крушинский, 1966; Broadhurst, Jinks, 1966; Hirsch, 1967; McClearn, DeFries, 1973).

Какова же основная причина, которая привела к тому, что большинство актов поведения находится под очень большим влиянием многообразных условий генотипических и средовых факторов? Если принять положение, что поведение является одним из тех признаков организма, посредством которых он приспосабливается к весьма широким вариациям в среде обитания, и что поведение играет большую роль в видообразовании, то можно принять и другое положение, выдвинутое выдающимся отечественным невропатологом и генетиком С.Н. Давиденковым (1947). Это положение сводится к тому, что те признаки организма, которые принимают не столь значительное участие в эволюции, как, например, группы крови человека или полосатость раковины у некоторых видов улиток, оказываются в меньшей степени подверженными многообразному влиянию генотипических факторов, чем те признаки, которые играют большую роль в видообразовании.

По поводу таких признаков С.Н. Давиденков писал следующее: "Если они подвергались творческой работе естественного отбора, они неизбежно должны были обрести столь большим числом генов-модификаторов и столь глубоко и интимно увязываться со всем генотипом как с целым, что выявить их изолированный первоначальный эффект большей частью уже невозможно" (Давиденков, 1947. С. 81–82).

Это положение С.Н. Давиденкова, высказанное им более тридцати лет назад, вполне соответствует современным взглядам генетиков, которые считают, что поведенческие акты контролируются совокупностью ряда полигенных коадаптированных систем (Frank, 1974). Контролирование адаптивных признаков полигенными системами, несомненно, очень затрудняет применение к ним классических методов генетического анализа.

Даже больше того, при рассмотрении эволюции тех структур или функций организма, в основе формирования которых лежат полигенные системы, необходимо помнить, что их генотипическая архитектура зависит в большей степени от генетической структуры популяции, чем от генетической природы самого признака. При генетическом анализе полигенных систем и выявлении эволюционной значимости отдельных генов встают большие трудности. Эволюционный принцип прост до тех пор, пока рассматривается пара аллелей, однако он делается чрезвычайно трудным, когда начинает учитываться генофонд в целом (Caspari, 1967).

Если встать на эту точку зрения, делается понятным, почему при изучении генетики поведения возникают большие трудности. Признаки поведения, как правило, имеют чрезвычайно широкую норму реакции, которая лежит в основе пластичности и высокой адаптивности организма (Lorenz, 1965, Caspari, 1967; Hirsch, 1967; Астауров, 1971; Беляев, 1972).

Играя огромную роль в видообразовании, особенности поведения контролируются в большинстве случаев коадаптированной полигенной системой и в своем формировании находятся под очень большим влиянием внешних факторов (Крушинский, 1960; Digler, 1965; Lorenz, 1965). Несмотря на ряд трудностей, стоящих на пути изучения поведения, это направление биологии прогрессивно развивается. Даже более того, генетика поведения делается той наукой, в которой соприкасаются важнейшие проблемы ряда других фундаментальных биологических наук: генетики, физиологии, этологии, биологии развития, молекулярной биологии и эволюционного учения. Трудно сомневаться в том, что это соприкосновение превратится в глубокий синтез указанных, а возможно, и ряда других научных дисциплин.

Один из наиболее трудных вопросов, которые вынуждены решать те, кто занимается генетикой поведения, — это выбор объекта исследования.

Классический объект физиологических исследований — собака, поведение и высшая нервная деятельность которой изучены наиболее полно, оказалась трудным объектом для генетических исследований. Исследования, начатые в лаборатории генетики высшей нервной деятельности в Колтушах (Павлово) по инициативе И.П. Павлова, прекратились в начале 60-х годов. Точно так же генетические исследования особенностей поведения собак, проводившиеся в лаборатории Джексона в США Скоттом и Фуллером, после получения 2–3 поколений собак были прекращены.

Тем не менее исследования, проводившиеся на собаках, показали ряд закономерностей в наследовании и формировании сложных актов поведения у этих животных. В опытах на собаках выявились ценность феногенетического анализа при изучении формирования особенностей поведения (Крушинский, 1938).

В исследованиях выявился эффект селекции, ведущейся в направлении различных типологических особенностей у этих животных (Зевальд и др., 1947; Крушинский, 1947).

Селекция оказалась эффективной при отборе собак по силе и слабости их нервной деятельности. Параметр силы нервной системы отражает уровень работоспособности нервных клеток (по терминологии И.П. Павлова).

Несомненно, генетически детерминирован и другой параметр высшей нервной деятельности, определенной И.П. Павловым как подвижность нервных процессов. Основной индикатор при оценке подвижности нервной системы — быстрота смены возбуждения и торможения. Исследование показало, что из всех исследованных в Институте физиологии имени И.П. Павлова собак наиболее плохой подвижностью нервной системы обладают среднеазиатские (туркменские) овчарки (Бурдина, Мелихова, 1962).

Исследования по феногенетике поведения показали, что проявление и выражение активно- и пассивно-оборонительных реакций у собак находится в ясной зависимости от уровня возбудимости животного, оцениваемой по двигательной активности собаки: чем выше уровень возбудимости животного, тем интенсивнее выражение агрессии и пугливости. При наличии генотипически обусловленной трусости и агрессии, но малой

возбудимости эти акты поведения могут не проявляться. Однако при повышении возбудимости (введением фармакологических или гормональных препаратов) оборонительная реакция проявляется (Крушинский, 1960).

Значение уровня возбудимости в проявлении и выражении как нормальных, так и патологических особенностей поведения универсально. Многолетние исследования, проводимые Л.В. Крушинским и его сотрудниками, показали огромную роль уровня возбудимости в проявлении различных актов поведения у животных и, видимо, у человека (Крушинский, 1977). Они могут объяснить причину корреляции между талантливостью и нервно-психическими заболеваниями у человека.

Исследования, проводившиеся на собаках Скоттом и Фуллером (Scott, Fuller, 1965), выявили четкие генотипические различия в уровне межвидовых агрессивных отношений у собак разных пород. Эти исследования представляют значительный интерес для понимания роли поведения в механизме дифференциации популяции на отдельные родственно-кастовые группы. Возможность смешивания отдельных родственных групп лимитируется уровнем агрессии, которая контролируется генотипом.

Опыты по изучению роли генотипических факторов в решении предъявляемых собакам задач ("problem solving") были проведены на пяти породах собак: шотландских овчарках, жесткошерстных фокстерьерах, коккер-спаниелях и африканских охотничьих собаках (бассенджи). Исследование показало, что все четыре породы охотничьих собак имеют несколько более высокие показатели в решении предъявляемых задач, чем шотландские овчарки. Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965) считают, что это различие в поведении обуславливается тем, что шотландских овчарок в течение длительного времени селекционировали на выполнение тех команд, которые им подавал хозяин. Собаки этой породы как бы ждут от экспериментатора помощи в выборе тактики своего поведения. Несмотря на небольшие различия в поведении собак разных пород, исследователи пришли к выводу, что собаки всех изученных ими пород имеют одинаковый уровень развития интеллекта.

Исследования, проводившиеся на собаках, выявили исключительно большую роль условий воспитания на проявление пассивно-оборонительного (трусливого) поведения. Собаки, воспитанные в изоляции, как это было впервые показано в лаборатории И.П. Павлова, сохраняют "естественный рефлекс осторожности" по отношению ко всяким объектам (Выржиковский, Майоров, 1933). Это боязливое отношение к незнакомым условиям изживается с очень большим трудом и сохраняется почти на всю жизнь (Зевальд, 1938).

Последующие исследования, проведенные на собаках разных пород, показали, что предрасположенность к сохранению боязливого отношения к незнакомым объектам (и в том числе к человеку) контролируется генотипическими факторами. Частота проявления и степень выраженности трусости у немецких овчарок значительно выше, чем у эрдельтерьеров, несмотря на воспитание собак обеих пород в условиях, ограничиваю-

щих возможность восприятия всего многообразия внешней среды (Крушинский, 1960).

Сходные результаты были получены также Скоттом и Фуллером в их исследованиях на собаках в лаборатории Джексона. Таким образом, генетические исследования, проводившиеся на собаках, несомненно, самом удобным объекте для исследования высшей нервной деятельности и сложных форм поведения, позволили установить ряд важнейших закономерностей роли генотипических факторов в поведении и высшей нервной деятельности. Они представляют особенно большой интерес для феногенетического направления изучения поведения.

Широкие физиолого-генетические исследования проводятся под руководством Д.К. Беляева на серебристо-черных лисицах. Показано, что оборонительные реакции этих животных контролируются генотипом. Д.К. Беляевым и Л.Н. Трут (1964) показано плеiotропное действие генов окраски шерсти на оборонительное поведение и размножаемость этих животных. Селекция на хорошую приручаемость лисиц к человеку привела к большому полиморфизму селекционированной группы лисиц. Этот факт подтверждает гипотезу Д.К. Беляева, что отбор по признакам поведения может привести к дезинтеграции сбалансированных полигенных систем, лежащих в основе морфофизиологических признаков (Беляев, 1972). Отбор, действующий в обратном направлении стабилизирующему отбору (Шмальгаузен, 1946), согласно гипотезе Д.К. Беляева, должен увеличивать фенотипическое разнообразие, приводя к увеличению крайних вариантных форм в популяции.

Указанные исследования представляют значительный интерес для понимания закономерностей доместикации диких видов животных.

Лабораторным объектом, широко использованным для изучения генетики поведения, являются крысы. Относительная быстрота размножения и простота содержания делают крыс, несомненно, более удобным объектом для генетических исследований поведения млекопитающих, чем собаки. Однако по многообразию и пластичности поведения крысы значительно уступают собакам.

Одним из первых исследований по генетике поведения была работа М.П. Садовниковой-Кольцовой (1931), выполненная на крысах. Это исследование было начато с целью выяснения роли генотипических факторов в способности к обучению. При изучении способности к обучению в лабиринте "Хемптон-Курт" из 840 крыс путем селекции удалось вывести две линии: быстро и медленно обучающуюся. Индекс (логарифм времени, затраченного на 10 счетных опытов) в группе крыс быстро обучающейся линии оказался выше, чем индекс в группе крыс медленно обучающейся линии (разница индексов обеих групп в 20 раз превышала вероятную ошибку). Дальнейший тщательный анализ показал, что найденные различия между обеими линиями крыс определяются не различием в их способности к обучению, а большой пугливостью одной из линий крыс, происходящей в значительной степени от диких норвежских (*Rattus norvegicus*). При обучении в аппарате Стона, в котором крыса подгонялась

захлопывающимися дверцами и потому не имела возможности забиваться от испуга в угол лабиринта, обучение обеих линий шло с одинаковой скоростью.

Проведенное исследование показало, что обнаруженные различия в скорости обучения обеих линий крыс обуславливаются не различиями в их способности к выработке условных рефлексов, а различной пугливостью; селекция хотя и велась на скорость обучения, однако фактически отбор шел на разную степень пугливости крыс в лабиринте.

Этот пример чрезвычайно поучителен. Проводя изучение генетики поведения, экспериментатор должен четко знать, с какой формой поведения он имеет дело. Для проведения исследования необходимо выделить наиболее элементарные акты поведения, которые проявляются в ответ на действие строго специфических раздражителей. В отличие от любых других исследований при изучении генетики поведения экспериментатор должен ясно отдавать себе отчет, что изучаемый им признак — одно из проявлений интегративной деятельности мозга, находящейся в зависимости от ряда параметров функциональной активности и зависящей в чрезвычайно большой степени от воспитания и ряда непредвиденных условий, в которые помещается животное при оценке особенностей его поведения.

Крысы оказались весьма удобным объектом для проведения физиолого-генетических исследований тех патологических нарушений, которые возникают у них при действии звукового раздражителя.

В 1924 г. Дональдсон (Donaldson, 1924) впервые описал развитие у крыс судорожных припадков при бряцании ключей. Одновременно с ним Е.Н. Ганике в лаборатории И.П. Павлова отмечал такую же патологическую реакцию у мышей.

Наиболее всестороннее физиолого-генетическое изучение этого феномена у крыс было проведено в Лаборатории физиологии и генетики Московского государственного университета. В популяции лабораторных крыс линии Wistar около 10–15% особей дают судорожные припадки в ответ на действие звукового раздражителя (звонок 100–120 дБ). Л.В. Крушинскому и Л.Н. Молодкиной (Крушинский, 1959) удалось вывести линию (отбор по чувствительности к действию звукового раздражителя без строгого инбридинга), в которой при звуковой экспозиции 98–99% особей давали судорожные припадки.

Исследование Л.Г. Романовой (1975), проведенное методом диаллельного скрещивания, показало, что чувствительность к звуковому раздражителю обуславливается рецессивными факторами.

В сложном комплексе реагирования крыс на действие звукового раздражителя ясно выделилась одна особенность, имеющая довольно простую картину наследования. Этим свойством оказалось затяжное возбуждение животного после прекращения звукового воздействия. Оно выражается в том, что после нескольких минут звуковой экспозиции (стандарт — 8 мин), несмотря на прекращение действия раздражителя, крысы продолжают находиться в состоянии сильного двигательного возбуждения, которое

иногда длится в течение нескольких десятков минут. На фоне затяжного возбуждения у животных развивается целый ряд тяжелых патологических состояний. Наиболее ярко выступают сердечно-сосудистые нарушения, которые в ряде случаев имеют летальный исход (Крушинский, 1960).

Проведенный Л.В. Крушинским и Л.Н. Молодкиной (Крушинский, 1959) гибридологический анализ дает основание к допущению, что затяжное возбуждение контролируется двумя рецессивными генами, не имеющими 100% пенетрантности (Крушинский, 1966). Физиолого-генетическое изучение генезиса патологических нарушений, возникающих при звуковой экспозиции крыс, выявило ту же закономерность, которая была обнаружена при изучении формирования нормальных реакций поведения у собак: степень развития патологической реакции является функцией уровня возбудимости; чем выше уровень возбудимости и чем сильнее возбуждение, тем ярче проявляются различные патологические состояния организма. Из ряда изученных в нашей лаборатории патологических реакций организма только канцерогенез (индуцированные опухоли путем инъекции под кожу 9,10-диметил-1,2-бензатроцена) не оказался связанным с состоянием возбуждения (Крушинский и др., 1954).

Однако, несмотря на несомненную ценность крыс как объекта экспериментального изучения генетики поведения, более удобным объектом являются мыши.

К настоящему времени известно свыше 100 линий мышей с мутациями, контролирующими развитие и функцию периферической и центральной нервной системы. Ряд мутаций приводит к нарушениям нервной деятельности, которые напоминают наследственные болезни человека (Sidman et al., 1965; Конюхов, 1969; Дыбан, 1974).

Гистолого-физиологические исследования показывают, что отдельные мутации поражают специфические отделы нервной системы (например, клетки Пуркинье мозжечка).

Эти факты, как справедливо указывает А.П. Дыбан (1974), говорят о том, что, несмотря на большую сложность самого процесса развития нервной системы, осуществляющегося при взаимодействии и под контролем многих генов, есть основание надеяться, что будут найдены те локусы, которые оказывают ведущее влияние на дифференциацию определенных популяций нервных клеток, детерминирующих их функциональные свойства.

И все же, несмотря на то что среди позвоночных животных генетика мышей изучена лучше всего, тем не менее исследование элементарных процессов, лежащих в основе простых поведенческих актов, гораздо удобнее проводить на еще более просто организованных животных.

Уже несколько десятков лет назад муха дрозофила привлекла внимание генетиков как возможный объект для изучения генетики поведения.

Одно из первых генетических исследований, проведенных на *Drosophila melanogaster*, принадлежит Р.А. Мазинг (1945). Работа, начатая перед самой войной в Колтушах, не прекращалась и в период блокады Ленинграда. Р.А. Мазинг изучала влияние генотипических факторов на фотореакцию и избирательную способность самок дрозофил к яйцекладке в различные

среды. Исследования показало, что путем селекции можно вывести линии мух, выбирающих разную среду для яйцекладки. Эти различия обуславливаются аддитивными наследственными факторами (Мазинг, 1945). Изучение фотореакции показало, что особенности поведения мух нормальной линии доминирует над особенностями фотореакции линий *white* и *vestigial*. Путем селекции было доказано, что слабая фотореакция мух этих мутантных линий не является результатом плейотропного действия данных генов. При замене генотипической среды мух *vg* и *w* генотипической средой дикой линии их фотореакция оказывалась идентичной той, которая характерна для мух дикого типа. Эти исследования указывают на то, что тип поведения, характерный для линии мух, может быть отдифференцирован от морфологических особенностей той линии, в которой он наблюдается.

За последние годы изучения генетики поведения на дрозофилах, а также медоносных пчелах ведется рядом исследователей. В Советском Союзе весьма плодотворные исследования проводятся в Институте физиологии имени И.П. Павлова и в Ленинградском государственном университете. За рубежом, особенно в США, рядом генетиков проводятся интенсивные исследования поведения. Инициатива изучения генетики поведения принадлежит Бензеру.

Уникальность изучения генетики поведения на насекомых заключается в том, что у них в отличие от позвоночных животных мозаичный, а не регуляторный тип развития. Среди насекомых встречаются мозаичные (или гинандроморфные) особи, у которых участки тела имеют XX (самковую) и XO (самцовую) ткань. Такие особи появляются иногда случайно в популяции насекомых. Уайтинг (Whiting, 1932) описал аномалии в поведении мозаичных особей у ос (*Habrobracon juglandis*).

У дрозофил гинандроморфные особи могут быть получены по желанию экспериментатора. Это достигается при использовании линии мух, имеющей кольцевую X-хромосому, которая очень часто теряется в процессе онтогенетического развития, особенно на ранних его этапах.

Исследования Конопки и Бензера (Конопка, Benzer, 1971) показали, что на гинандроморфных особях можно анализировать даже относительно сложные формы поведения у дрозофил. Исследовался циркадный ритм. Первый этап работы показал, что ткань головы ответственна за осуществление суточного ритма. Биологические часы каждой линии мух определяются генетической особенностью ткани головы. Муха, имеющая мутантную голову, подчиняется суточному ритму, характерному для данной мутации, если даже ее тело имеет гены нормальной (дикой) мухи. В том случае, если голова мухи наполовину мутантная, а наполовину нормальная, муха может не подчиняться ни тому, ни другому ритму, а подчиняется некоему более сложному новому ритму. Такая модель, как указывает Бензер, может способствовать пониманию того, как взаимодействуют оба "полушария" мозга мухи при формирования нормального поведения.

Чрезвычайно важны данные получены при изучении генетики поведения у дрозофил Икедой и Капланом (Ikeda, Kaplan, 1970a,b). Эти исследова-

ния имеют самое непосредственное отношение к пониманию природы функциональной активности мозга. Они дали прямое доказательство зависимости функциональной активности нейрона от одного гена. Авторами была выведена линия мух *D. melanogaster*, у которых при выходе из эфирного наркоза наблюдалось подергивание лапок. Ген, обуславливающий эту особенность, оказался локализованным в X-хромосоме. В ту же хромосому были введены маркеры, изменяющие окраску тела мухи. Изучение мозаичных мух этой линии показало, что гиперкинез, вызываемый данным геном, связан только с грудным ганглием мухи. Мотонейроны каждой стороны тела функционируют независимо друг от друга.

При записи биопотенциалов единичных мотонейронов было обнаружено, что аномальная двигательная активность лапки, определяемая действием гена Hk^{1p} , полностью соответствует появлению характерной биоэлектрической активности в нейроне.

Перерезка периферических нервов (нервных отростков) не отразилась на характере импульсной активности. Эти данные указывают на то, что биоэлектрическая активность, регистрируемая в момент гиперкинеза, имеет афферентную природу и связана с наличием в нейроне гена Hk^{1p} .

Трудно переоценить значение этой работы. В ней дается прямое доказательство того, что биоэлектрическая активность нейрона зависит от его генетического аппарата.

Этот факт дает основание для совершенно нового подхода к рассмотрению роли нейронов в осуществлении поведенческого акта.

В настоящее время имеются все основания для рассмотрения нейрона как единицы, функциональная активность которой интимно связана с ее генетическим аппаратом. Принятие этого положения объясняет одну из сторон хорошо известного всем физиологам факта: наличие в различных отделах мозга нейронов, специфически отвечающих изменением своей электрической активности на действие раздражителей разной модальности.

В самых различных отделах мозга существуют специфические нейроны, изменяющие биоэлектрическую активность в ответ на любые раздражители, связанные с основными параметрами окружающего мира: пространством, временем и движением.

Генетические исследования дают основания для пересмотра распространенного среди физиологов мнения о том, что активность нейронов определяется их местоположением в нервной сети. Приведенные данные дают все основания для изучения электрической активности отдельных нейронов в зависимости от их генетической детерминированности, которая сформировалась в процессе индивидуального развития нервной системы.

За последние годы выяснилось, что удобными объектами для изучения генетики поведения могут служить *Escherichia coli*, коловратки, нематоды, парамеции и другие относительно просто организованные организмы.

Весьма интересные исследования по генетике поведения были проведены на парамеции (*P. aurelia*).

Преимущество парамеций для физиолого-генетических исследований заключается в том, что в результате аутогамии гарантируется проявление рецессивных мутаций во всех хромосомных локусах.

При аутогамии процессы, осуществляющиеся в хромосомном аппарате клеток, приводят к объединению гаплоидных наборов хромосом. В результате такого самооплодотворения в культуре без длительного инбридинга поддерживаются гомозиготная линия. Использование мутагена индуцирует в колонии аутогамию и тем самым позволяет сохранять в гомозиготном состоянии появляющиеся мутантные особи, прежде чем они оказываются отсортированными экспериментаторами.

Весьма плодотворные исследования проводятся в настоящее время Кунгом (Kung, 1975) и сотрудниками Лаборатории молекулярной биологии Висконсинского университета. Они подошли к реальному расчленению генетическим методом вызванного мембранного потенциала у *P. aurelia*.

Наличие чистых линий, поддерживаемых благодаря аутогамии, дает возможность проведения гибридологического анализа. Поскольку у парамеций, помимо аутогамии, происходит и конъюгация, между отдельными мутантными формами может быть получено поколение F_1 , а в результате последующей аутогамии — F_2 . С помощью такого своеобразного гибридологического анализа получена информация о комплементарности, аллельности, сцеплении, доминантности, а также эпистазе тех генов, которые контролируют поведение парамеции. Двигательная активность парамеций, как это установлено, управляется их мембранным потенциалом.

Проводимые исследования показывают, что электрические явления, сопровождающие процесс возбуждения у парамеций, могут быть изменены рядом мутаций, которые оказывают влияние на их поведение.

У парамеций дикого типа происходит спонтанная разрядка мембранного потенциала при помещении их в среду, богатую ионами Na^+ . Этот Na -триггерный процесс состоит из серии эпизодов, характерных для потенциала действия дикого типа парамеций. После быстрой деполяризации (начинающейся с потенциала покоя — 20 мВ) наблюдается серия спайковых колебаний, длящихся в течение нескольких сотен миллисекунд. После этого периода спайковой активности мембрана реполяризуется. Оказывается, поведение (реакция избегания) соответствует отдельным эпизодам потенциала действия. Такой вывод можно сделать на основании сравнения характера потенциалов действия на один и тот же раздражитель у различных мутантных линий парамеций.

Так, например, у мутации Fast-2, которая является нечувствительной к ионам Na^+ , вообще не наблюдается Na -триггерной деполяризации при помещении их в раствор с повышенным содержанием натрия. У особей этой линии специфически нарушена реакция на проницаемость через мембрану ионов Na^+ . В результате происходит блокирование деполяризации на самых первых этапах развития этого процесса.

У мутации Rawn характеризующая ее кривая деполяризации по времени соответствует таковой у особей нормального типа. Однако у мутантных парамеций отсутствует спайковая активность. Эта мутация связана

с дефектом активации ионами Ca^{2+} , что проявляется около вершины негативной волны, в том ее участке, где начинается спайковая активность у особей дикого типа. Нарушение поведения особей этой линии характеризуется тем, что у них не происходит обратного биения ресничек, вследствие чего они не обходят препятствия, а двигаются только вперед. Мутация "параноик" обуславливает затяжной характер процесса реполяризации, который может длиться в течение более одной минуты вместо нескольких сот миллисекунд. Имеются основания считать, что эта мутация блокирует механизм реполяризации.

В настоящее время описаны десятки мутаций, нарушающих поведение и процесс деполяризации мембраны у *P. aurelia*.

Трудно переоценить значение этих работ для синтеза физиологических основ поведения клеток с данными молекулярной биологии и генетикой. Значение генетического метода, позволяющего расчленить сложный биологический процесс на отдельные компоненты, особенно ясно выступает в названных выше работах.

Несмотря на то что эти исследования проведены на животных, не имеющих нервной системы, тем не менее на них удастся выявить и начать изучение роли генетического аппарата в контролировании важнейшего биологического процесса – деполяризации мембраны и появления потенциала действия.

Названные работы интересны также в эволюционном аспекте. Они указывают на то, что механизм потенциала действия сформировался в процессе исторического развития еще у одноклеточных животных и лежал в основе их поведения.

Электрохимические процессы на мембране одноклеточных являются, видимо, той молекулярной основой, на которой в процессе эволюции, идущей в течение многих миллионов лет, развились поразительно адаптивные формы поведения многоклеточных животных. Поэтому для понимания молекулярных основ физиолого-генетических процессов, протекающих в мозге, неопределимую роль играют исследования на беспозвоночных и даже одноклеточных организмах.

В настоящее время физиологические проблемы высшей нервной деятельности должны разрешаться не только физиологическими, но и генетико-молекулярными методами. Синтез физиологии с генетикой и молекулярной биологией – это уже задача не будущего, а настоящего. Физиологи должны ясно понять эту ситуацию, сложившуюся на стыке фундаментальных биологических дисциплин: как бы ни были велики достижения физиологии в частных вопросах, физиология высшей нервной деятельности не сможет развиваться без синтеза с генетикой. Однако и для генетиков синтез с физиологией и наукой о поведении является реальностью. В настоящее время генетико-популяционное направление едва ли может успешно развиваться без учета этолого-физиологических закономерностей.

Как ни интересны и важны все направления генетики поведения, изучаемые на различных животных, надо помнить, что основная задача генетики поведения – познание роли генетического аппарата в поведе-

нии человека. Мы еще слишком мало знаем об истинном удельном весе генотипа в формировании личности человека. Точное знание тех физиолого-генетических механизмов, которые лежат в основе поведения человека, несомненно, окажет огромное влияние на усовершенствование системы воспитания и обучения детей. Исключительно большое значение физиолого-генетических механизмов поведения должно иметь для исследования механизмов врожденных патологических нарушений поведения.

Трудно представить себе, что без синтеза данных физиологии, генетики, и молекулярной биологии могут быть достигнуты крупные успехи в этой столь важной для всего человечества области.

ЭВОЛЮЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА*

Известно, что одним из открытий И.П. Павлова явилось обнаружение патологии поведения животных (а также человека) при чрезмерном напряжении высшей нервной деятельности. Большой вклад в исследование патологии высшей нервной деятельности был сделан также С.Н. Давиденковым, который вместе с И.П. Павловым, а затем Л.А. Орбели изучал патологические формы поведения и сделал оригинальные обобщения по ряду фундаментальных проблем высшей нервной деятельности в эволюционно-генетическом аспекте (Давиденков, 1947). Ряд широких обобщений, сделанных С.Н. Давиденковым, ставит его имя рядом с именами таких крупных теоретиков-биологов, как А.Н. Северцев, И.И. Шмальгаузен и др.

Из трех параметров, лежащих в основе всего многообразия типологических особенностей человека и животных, выделенных И.П. Павловым, С.Н. Давиденков наибольшую роль отводил подвижности нервных процессов как фактору эволюции. Эти представления лежат в основе его интерпретации явлений навязчивости и различных ритуальных действий.

Вполне понимая всю логическую бессмысленность последних, С.Н. Давиденков считает, что они оказывают в ряде случаев благотворное влияние (в результате отрицательной индукции) на патологические очаги застойного возбуждения, которые сформировались в результате тревожных мыслей и прямой опасности, угрожающей человеку. Конечно, человек прибегает к магии или ритуалам в основном в том случае, если не может дать причинного объяснения окружающим его явлениям природы. Появление ритуалов у некоторых народностей и ритуальных действий у больных людей вполне понятно, и оно прекрасно объяснено С.Н. Давиденковым на основе учения И.П. Павлова. Однако ритуальные действия, имеющие совершенно неуместный характер, широко распространены не только у людей, но и у животных. Например, при испуге или агрессии у мно-

*Журн. невропатологии и психиатрии. 1982. Т. 82, вып. 3. С. 18–22.

гих видов животных внезапно появляется половая или пищевая реакция, вернее, ее имитация. Так, например, дерущиеся петухи в промежутках между агрессивными действиями обычно клюют траву или подбирают несъедобные предметы (которые тут же выкидывают из клюва). Этологами описаны самые разнообразные ритуальные действия животных, многие из которых приобрели биологическое значение.

Широко распространены у животных ритуальные движения. Они лежат в основе образования семейно-кастовых сообществ, а последние, в свою очередь, — в основе группового отбора.

Весьма вероятна гипотеза, что ритуальные движения у животных в значительной степени формируются на основе образования вторичных очагов возбуждения. Они весьма напоминают замещающие движения. Электрофизическое исследование показало, что во время действия сильного раздражителя возникает очаг повышенной возбудимости, обладающий свойствами доминанты. Из этого очага возбуждение распространяется в разные отделы мозга, в которых могут образоваться вторичные очаги возбуждения. Неуместные движения и являются внешним (поведенческим) выражением возбуждения тех центров мозга, которые в данный момент обладают низким порогом (Крушинский, Семиохина, 1973).

Ритуальные движения у многих животных приобрели весьма сложный и многообразный характер. Иногда они проявляются в сложной конструктивной деятельности. Так, беседковые птицы Австралии и Новой Гвинеи в период токования строят беседки, которые украшают цветками, камешками и раковинами улиток. Самцы некоторых видов даже разрисовывают стены шалашей "кисточками", которые они делают из листьев. В качестве краски используются сок из давленных ягод и собственная слюна, окрашенная древесным углем. Можно с большой вероятностью допустить, что принципиальное различие между ритуальными движениями животных и человека заключается в том, что у первых они возникают непроизвольно в результате иррадиации возбуждения из основного очага, возникшего в результате биосоциальных взаимоотношений, а затем отрабатываются естественным отбором.

У человека ритуальные движения появляются, видимо, по другому механизму. Вторичный очаг возбуждения возникает произвольно. Сам факт его формирования имеет чисто физиологическое значение, оказывая тормозящее влияние на первичный очаг возбуждения, который связан в основном с психофизиологическим состоянием страха. Нам кажется, что у истоков физиологического объяснения механизмов ритуальных движений как человека, так и животных должно быть поставлено имя С.Н. Давиденкова.

Уже при физиологическом анализе ритуальных движений, сделанном С.Н. Давиденковым, видна та огромная роль, которую он придавал степени и подвижности основных нервных процессов. Он считал, что если в объяснении механизма экспериментальных неврозов животных ведущую роль надо отдать слабости нервных процессов, то в отношении человека преимущественную роль играет их инертность.

Несмотря на то что функциональная пластичность мозга явилась

огромным приобретением человека, она в то же время представляет собой источник того явления, которое было названо С.Н. Давиденковым парадоксом нервно-психической эволюции. Суть этого явления сводится к следующему. Все более совершенствуясь под действием естественного отбора, пластичность мозга достигла у современного человека высочайшей степени совершенства, что легло в основу поведения *Homo sapiens*. И тем не менее какие-то элементы инертности продолжают сохраняться в поведении людей. Этот феномен отмечался и рядом других исследователей. Так, Я.Я. Рогинский указывает, что кора больших полушарий головного мозга отличается, с его точки зрения, от подкорковых структур значительно большей ранимостью, неустойчивостью, истощаемостью и предрасположенностью к самым различным формам неврозов (Рогинский, 1938). С.Н. Давиденков, не во всем соглашаясь с тем, как трактует механизм нарушений нормальных функций мозга человека Я.Я. Рогинский, выдвинул свое объяснение тому явлению, которое он и назвал парадоксом нервно-психической эволюции. Одна из первых причин его, по мнению С.Н. Давиденкова, наиболее позднее развитие некоторых функциональных особенностей нервной системы.

Второе условие, способствовавшее появлению нервно-психического парадокса, — это уменьшение роли естественного отбора и увеличение значения различных форм преимущественности в поведении, что способствовало накоплению мутаций. Высказав свою гипотезу, С.Н. Давиденков привлекает обширный материал основ эволюционного учения для подтверждения правильности этой гипотезы. Ссылаясь на Ч. Дарвина, А.Н. Северцева и И.И. Шмальгаузена, он приводит ряд положений и примеров из работ классиков эволюционного учения, подтверждающих правоту выдвинутой им гипотезы. В качестве одного из примеров ученый приводит корову Стеллера (*Rhytina borealis Stelleri*) — крупное животное, обитавшее в районе островов Медного и Беринга и обнаруженное в XVIII в. русскими моряками. Коровы Стеллера были полностью истреблены за 2,5 десятилетия, так как они совершенно не боялись человека, охотившегося за ними. Совершенно иначе вели себя морские бобры (каланы), жившие в том же районе. Уже на следующий год после того, как за ними начали охотиться, эти животные стали пугливыми и не подпускали к себе людей на сотни метров. С.Н. Давиденков высказывает предположение, что основной причиной, погубившей корову Стеллера, явилась малопластичная, инертная высшая нервная деятельность этих животных.

В какой степени современные данные согласуются с гипотезой С.Н. Давиденкова о том, что основным путем прогрессивного развития мозга является повышение подвижности основных процессов нервной системы?

Исследования хотя и показали различия в обучаемости (переделка сигнального значения раздражителей и вероятностное подкрепление), тем не менее не позволили обнаружить существенного различия между крысами и приматами по этому параметру. Макбрайд и Хебб, одними из первых начавшие изучение поведения дельфинов, столкнулись при этом с большими трудностями. Авторы обнаружили, что в ряде случаев метод

обучения нельзя положить в основу оценки высшей нервной деятельности; крысы обучались не хуже, чем дельфины. Таким образом, способность к обучаемости не может служить надежной характеристикой уровня развития высшей нервной деятельности и следует искать новые критерии.

Большие различия между разными таксономическими группами животных удастся выявить при изучении их элементарной рассудочной деятельности, при помощи которой улавливаются логические связи между отдельными компонентами среды. Элементарная рассудочная деятельность животных — это способность к улавливанию простейших эмпирических законов, связывающих предметы и явления окружающей среды, и оперирование этими законами при построении программы поведения животного в новых ситуациях. Критерием наличия или отсутствия этой формы высшей нервной деятельности является решение предлагаемой задачи при первом ее предъявлении, без специального обучения. Животные способны улавливать следующие эмпирические законы: 1) закон движения, на основе которого проявляется способность к экстраполяции (т.е. вынесение известной функции на отрезке за его пределы); 2) закон вмещаемости, т.е. понимание того, что объемная приманка может быть помещена только в объемную, а не в плоскую фигуру (оперирование размерностью).

Исследование способности животных к улавливанию и оперирование вышеуказанными законами среды выявило огромные различия между животными, стоящими на разных уровнях филогенетического развития. Эти различия оказались очень большими в пределах классов (голуби и вороновые) и даже в пределах близко стоящих в систематическом отношении групп. Проведенные исследования с несомненностью показали, что пластичность поведения претерпела существенные изменения в процессе эволюции. Однако увеличение пластичности поведения сопровождалось в какой-то степени и увеличенной предрасположенностью животных к развитию патологических нарушений их высшей нервной деятельности. Последние появляются при необходимости принятия решения и в момент самого решения. На поведенческом уровне они возникают в развитии ярко выраженной боязни обстановки опыта, появления стереотипных форм поведения, иногда резкого возбуждения или, наоборот, ступорозного состояния. Перерыв в работе или применение транквилизаторов нормализовало поведение животных.

Регистрация электрической активности мозга во время решения задачи на экстраполяцию, проводимая на крысах и черепахах, выявила значительные изменения ЭЭГ. У некоторых животных удалось зарегистрировать высоковольтные разряды (до 600 мкВ) и комплекс пик-волна, характерный для эпилептического припадка, после 2–6 правильных решений задачи подряд. Существенно отметить, что нарушение поведения и появление патологической активности в мозге были обнаружены после первого или первых предъявлений задачи. Изменения биопотенциалов появлялись как в коре, так и в подкорковых структурах.

Наши исследования показали, что решение предъявляемых задач — трудный для животного процесс, который может приводить к развитию

ряда патологических сдвигов. В сущности, мы имеем перед собой в модельном опыте на животных то явление, которое было названо С.Н. Давиденковым парадоксом нервно-психической эволюции. Ведь по мере прогрессивного развития высших отделов переднего мозга животных у них появляется элементарная рассудочная деятельность, а ее напряжение при решении трудных задач, необходимое для быстрой адаптации к новым условиям среды, может приводить к срыву высшей нервной деятельности. Парадоксальность этого явления несомненна: чем на более высоком уровне филогенетического развития находится животное, тем больше вероятность появления патологического состояния в процессе адаптации при помощи поведения к многообразным условиям существования. Именно виды животных, способные быстро оценить ситуацию, в которой они находятся, наиболее предрасположены к развитию у них патологических форм поведения, имеющих четкое электрографическое выражение. Мы полагаем, что перед нами в яркой форме выступает парадокс нервно-психической эволюции (Крушинский, 1977).

Как С.Н. Давиденков, так и Я.Я. Рогинский основной акцент при рассмотрении нервно-психического парадокса делали на состоянии клеток коры полушарий головного мозга. Впоследствии нами было установлено, что при развитии патологических состояний в этот процесс вовлекаются как корковые, так и подкорковые структуры, т.е. мозг в целом, что хорошо отражает ЭЭГ (Крушинский, 1977). Поэтому мы сомневаемся в том, что нервно-психический парадокс является филогенетически недавним приобретением эволюции. Скорее, надо думать, что это явление имеет гораздо более древнюю природу. Очевидно, оно развилось параллельно со способностью животных к элементарной рассудочной деятельности.

Какова степень вреда для организма от развивающихся патологических симптомов, возникающих в результате напряженного решения какой-либо адаптивной задачи? Исходя из полученных нами на большом количестве различных животных данных, можно предположить, что она минимальна. Во-первых, уже в самом поведении животного нередко проявляется несомненный защитный механизм. После правильного решения задачи нередко у них возникает боязнь обстановки опыта. Это предохраняет животных от дальнейших попыток решения трудной для них задачи. Особенно ясно в наших опытах фобия обстановки опыта проявилась у птиц из семейства вороновых. После нескольких правильных решений совершенно ручные птицы вдруг начинали избегать экспериментальной обстановки, что делало невозможным последующее предъявление им задач. Кроме того, необходимо помнить, что в естественных условиях своего существования животным нет необходимости часто решать даже самые простые логические задачи. Несомненно, инстинкты и различные формы поведения, сформировавшиеся на основе обучения, имеют чрезвычайно большой удельный вес в их поведении. У животных, ведущих общественный образ жизни, решение какой-либо адаптивной нестандартной задачи выпадает на долю лишь отдельных членов сообщества; остальные выполняют уже принятые ими решения.

В одном из проливов Калифорнии был установлен плавучий барьер из

вертикально расположенных алюминиевых трубок, необходимых для какого-то эксперимента. Случайно в этот пролив заплыла группа дельфинов. Обнаружив при помощи эхолокации заслон, дельфины остановились невдалеке. Один из них направился к заграждению и проплыл вдоль него; когда он вернулся, животные стали пересвистываться, затем к барьеру поплыл другой дельфин, и лишь после этого вся группа, выстроившись в ряд, миновала барьер. На этом примере видно, что принятие решения к выполнению определенных действий в сообществе животных осуществляется не всеми его членами, а отдельными особями. Характерной чертой поведения этих животных является не конкуренция, а взаимопомощь.

В последние годы накапливается большое количество новых сведений об огромной роли сотрудничества и взаимопомощи в общественной жизни животных. При этом отчетливо выступает связь между многообразием форм общественных отношений и степенью развития уровня рассудочной деятельности у позвоночных. Видимо, можно сделать вывод, что степень многообразия и пластичности форм общественных отношений, в которых взаимопомощь и сотрудничество играют существенную роль, определяется уровнем развития их рассудочной деятельности. Едва ли случайно, что у наиболее "умных" животных, какими являются приматы и дельфины, описаны и наиболее сложные формы общественных отношений, построенные на взаимопомощи, сотрудничестве и совместном контроле общественных отношений в кастово-групповых объединениях. Видимо, при отсутствии взаимопомощи и сотрудничества животные с высоко развитым уровнем рассудочной деятельности находились бы под большим влиянием парадокса нервно-психического процесса эволюции, что могло способствовать развитию патологических состояний их нервной системы и поведения.

Таким образом, идеи, которые были высказаны С.Н. Давиденковым в книге "Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии", нашли экспериментальное подтверждение.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамец Л. Общая зоотехния. М.; Л.: Сельхозгиз, 1930. 674 с.
- Адрианов О.С., Молодкина Л.Н. К вопросу о влиянии лобэктомии на способность кошек решать экстраполяционную задачу // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1969. Т. 19, вып. 4. С. 593–601.
- Адрианов О.С., Молодкина Л.Н. Решение экстраполяционной задачи собаками до и после префронтальной лобэктомии // Там же. 1972. Т. 22, вып. 4. С. 726–734.
- Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968. 547 с.
- Анохин П.К., Шумилина А.И., Анохина А.П. и др. Функциональная система как основа интеграции нервных процессов в онтогенезе // IV Всесоюз. съезд физиологов, биохимиков и фармакологов: Тез. докл. М.; Л.: Медгиз, 1937. С. 58.
- Астауров Б.Л. Homo sapiens et humanus. Человек с большой буквы и эволюционная генетика человечности // Новый мир. 1971. № 10. С. 214–224.
- Астаурова Н.Б. Сравнение поведения двух форм серебряного караса разной плоидности // II съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. М., 1972. С. 24.
- Барабаш-Никифоров И.И. Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронеж, 1957. 370 с.
- Баяндуров Б.И. Условные рефлексы у птиц. Томск: Мед. ин-т, 1937. 115 с.
- Беляев Д.К. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значении для теории эволюции и селекции животных // Изв. СО АН СССР. 1962. № 10. С. 111–124.
- Беляев Д.К. Генетические аспекты domestikации животных // Проблемы domestikации животных и растений. М.: Наука, 1972. С. 39–45.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. I. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 3. С. 5–19.
- Бензер С. От гена к поведению // Актуальные проблемы генетики поведения / Под ред. В.К. Федорова, В.В. Пономаренко. Л.: Наука, 1975. С. 5–22.
- Бериташвили И.С. Структура и функции коры большого мозга. М.: Наука, 1969. 532 с.
- Бехтерев В.М. Общие основы рефлексологии человека. М.; Л.: Госиздат, 1928. 544 с.
- Бибигов Д.И., Филонов К.П. Волк в заповедниках СССР. // Природа. 1980. № 2. С. 80–87.
- Бородин Л.Н., Щербаков Ф.А. Промысловая собака Верхневычегодского района // Верхневычегодская экспедиция. М.; Центр. типограф. им. Ворошилова, 1932. С. 356–361.
- Бродхэрст П.Л. Биометрический подход к анализу наследования поведения // Актуальные проблемы генетики поведения / Под ред. В.К. Федорова, В.В. Пономаренко. Л.: Наука, 1975. С. 39–58.
- Бронштейн А.И. Вкус и обоняние. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 308 с.
- Бронштейн А.И. Влияние некоторых фармакологических препаратов на остроту обоняния // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1951. Т. 31, вып. 2. С. 85–87.

- Бурдина В.Н., Мелихова Е.Ф. Типологические особенности высшей нервной деятельности собак породы среднеазиатская овчарка // Тр. Ин-та им. И.П. Павлова. 1962. Т. 10. С. 223–231.
- Вагнер В.А. Вопросы зоопсихологии. СПб.: Пантелеев, 1896. 255 с.
- Вагнер В.А. Биологические основания сравнительной психологии. СПб., М.: Вольф, 1910–1913. Т. 1. 435 с. Т. 2. 428 с.
- Вагнер В.А. Возникновение и развитие психических способностей Л.; 1925. 81 с.
- Васильев Ю.А. Физиологический анализ некоторых форм птенцового поведения: Дис. ...д-ра биол. наук. Л., 1941.
- Верещагин Н.К. Типы и производственные группы лаек в экстерьерной характеристике // Тр. Аркт. ин-та. 1936. Т. 56: Биология. С. 28–100.
- Волохов А.А. Закономерности онтогенеза нервной деятельности в свете эволюционного учения. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 312 с.
- Волохов А.А. Сравнительно-физиологическое изучение безусловных и условных рефлексов в онтогенезе // Журн. высш. нерв. деятельности. им. И.П. Павлова. 1959. Т. 9, вып. 1. С. 52–62.
- Воронин Л.Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1957. 183 с.
- Воронин Л.Г., Иорданис К.А. К сравнительно-физиологическому анализу сложных условнорефлекторных движений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1960. № 1. С. 59–67.
- Воронин Л.Г., Напалков А.В. Методические приемы образования сложных систем двигательных условных рефлексов у животных // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1959. Т. 9, вып. 5. С. 788–791.
- Воронин Л.Г., Ширкова Г.И. Влияние фенамина на двигательные условные рефлексы у обезьян макаков лапундеров // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60, № 3. С. 521–523.
- Выржиковский С.Н., Майоров Ф.Н. Материалы к вопросу о влиянии воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак // Тр. Физиол. лаб. академика И.П. Павлова. 1933. Т. 5. С. 171–192.
- Ганушкин Б.В. Клиника психопатий, их статистика, динамика, систематика. М.: Север, 1934.
- Гаузе Г.Ф. Роль приспособляемости в естественном отборе // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 1. С. 105–120.
- Геккер В. О наследовании музыкальных способностей // Рус. евген. журн. 1924. Т. 2, вып. 2/3. С. 103–116.
- Горшелева Л.С. К сравнительно-физиологической характеристике высшей нервной деятельности птиц в связи с влиянием возраста // Арх. биол. наук. 1936. Т. 42, вып. 1/2. С. 117–140.
- Гурский И.Г. Гибридизация волка с собакой в природе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 1. С. 131–136.
- Давиденков С.Н. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. Л.: Ин-т усоверш. врачей, 1947. 382 с.
- Дарвин Ч. Происхождение человека и половой подбор. СПб.: Изд-во Павлинова, 1903. 566 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Л.: Сельхозгиз, 1935. 630 с.
- Дашевский Б.А. Оперирование эмпирической мерностью фигур. Исследование на обезьянах // Докл. АН СССР. 1972. Т. 204, № 2. С. 496–498.
- Джеймс В. Научные основы психологии. СПб., 1902. 370 с.
- Дыбан А.П. Экспериментально-эмбриологический и цитогенетический аспекты изучения памяти // Механизмы модуляции памяти. Л.: Наука, 1974. С. 183–191.
- Дьякова Л.М. Изучение экстраполяционного рефлекса у генетически различных групп крыс // II съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова. М., 1972. С. 104.
- Елкин В.И. О пенетрантности судорожной готовности // Генетика. 1967. № 4. С. 153–156.

- Зверев М. Нужны решительные меры // Охота и охотничье хоз-во. 1980. № 2. С. 8—9.
- Зеорыкин Н.А. Сказочный зверь // Волки и их истребление. М.: Воениздат, 1950. С. 9—46.
- Зеорыкин Н.А. Избранные произведения. М.: Физкультура и спорт, 1955. 366 с.
- Зевальд Л.О. К вопросу о влиянии воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак // Тр. Физиол. лаб. академика И.П. Павлова. 1938. Т. 8. С. 231—243.
- Зевальд Л.О., Колесников М.С., Красусский В.Н. и др. Ход работы по изучению экспериментальной генетики высшей нервной деятельности в Ин-те эволюц. физиологии и патологии высш. нерв. деятельности им. акад. И.П. Павлова // Тр. Ин-та эволюц. физиологии и патологии высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1947. Т. 1. С. 5—12.
- Иванов-Смоленский А.Г. Пассивно-оборонительные рефлексy и сильный тип нервной системы // Тр. Физиол. лаб. академика И.П. Павлова. 1932. Т. 4, № 1/2. С. 208—228.
- Кирпичников В.С. Роль наследственной изменчивости в процессе естественного отбора // Биол. журн., 1935. № 4. С. 775—801.
- Кирпичников В.С. Значение приспособительных модификаций и эволюций // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 1. С. 121—152.
- Коган А. Б. Основы физиологии высшей нервной деятельности. М.: Высш. шк., 1959. 543 с.
- Коган А.Б., Семеновых А.П. О наследственном закреплении условных рефлексов у низших животных // Природа. 1955. № 9. С. 110—111.
- Козлов В.А. Волк // Охота и охотничье хоз-во. 1968. № 1. С. 19—24.
- Кольцов Н.К. О возможности планомерного создания новых генотипов путем кариопластических воздействий // Биол. журн. 1938. Т. 7, № 3. С. 679—695.
- Кольцова М.П. Анализ темперамента диких крыс и их гибридов // Там же. 1938. Т. 7, № 3. С. 559—569.
- Кольцова-Садовникова М.П. Генетический анализ психических способностей крыс // Журн. эксперим. биологии. 1931. Т. 7, № 3. С. 255—283.
- Комиссаржевский Ф.И. Кавказская овчарка горной зоны Северного Кавказа. Пятигорск: Крайведиздат, 1940. 42 с.
- Конюхов Б.В. Биологическое моделирование наследственных болезней человека. М.: Медицина, 1969. 203 с.
- Крушинский Л.В. Исследование по фенoгенетике признаков поведения у собак // Биол. журн. 1938а. Т. 7, № 4. С. 869—891.
- Крушинский Л.В. Щитовидная железа и оборонительные реакции поведения собак // Там же. 1938б. Т. 7, № 5/6. С. 1043—1066.
- Крушинский Л.В. Наследственное "фиксирование" индивидуально приобретенного поведения животных и происхождение инстинктов // Журн. общ. биологии. 1944. Т. 5. № 5. С. 261—283.
- Крушинский Л.В. Взаимоотношение между активно- и пассивно-оборонительными реакциями у собак // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1945. № 1. С. 79—91.
- Крушинский Л.В. Анализ формирования поведения животных в онтогенезе: Дис. ...д-ра биол. наук. М., 1946а. 385 с.
- Крушинский Л.В. Роль генотипических и гуморальных факторов в развитии поведения крыс // Докл. АН СССР. 1946б. Т. 52, № 6. С. 545—548.
- Крушинский Л.В. Наследственность свойств поведения у животных // Успехи соврем. биологии. 1946в. Т. 22, вып. 1(4). С. 47-62.
- Крушинский Л.В. Роль наследственности и условий воспитания в проявлении и выражении признаков поведения у собак // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1946г. № 1. С. 69-81.
- Крушинский Л.В. Половое различие в поведении собак // Журн. общ. биологии. 1946д. Т. 7, № 2. С. 132-146.
- Крушинский Л.В. Корреляция между конституционным строением тела и поведением собак // Докл. АН СССР. 1946е. Т. 52, № 7. С. 639-642.

- Крушинский Л.В. Значение периферических импульсов в половой форме поведения самцов // Там же. 1947а. Т. 55, № 5. С. 465-467.
- Крушинский Л.В. Наследование пассивно-оборонительного поведения (трусости) в связи с типами нервной системы у собак // Тр. Ин-та эволюц. физиологии и патологии высш. нервн. деятельности им. акад. И.П. Павлова (Колтуши). 1947б. Т. 1. С. 39-62.
- Крушинский Л.В. Некоторые этапы интеграции в формировании поведения животных // Успехи современ. биологии. 1948. Т. 26. вып. 2(5). С. 737-754.
- Крушинский Л.В. Экстраполяционные рефлексy у птиц // Учен. зап. МГУ. Орнитология. 1958а. Вып. 197. С. 145-159.
- Крушинский Л.В. Биологическое значение экстраполяционных рефлексов у животных // Журн. общ. биологии. 1958б. Т. 19, № 6. С. 457-466.
- Крушинский Л.В. Экстраполяционные рефлексy как элементарная основа рассудочной деятельности у животных // Докл. АН СССР. 1958в. Т. 121, № 4. С. 762-765.
- Крушинский Л.В. Изучение экстраполяционных рефлексов у животных // Пробл. кибернетики. 1959а. Вып. 2. С. 229-282.
- Крушинский Л.В. Генетические исследования по экспериментальной патологии высшей нервной деятельности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959б. Т. 64, вып. 1. С. 105-117.
- Крушинский Л.В. Формирование поведения в норме и патологии. М.: Изд-во МГУ, 1960. 264 с.
- Крушинский Л.В. Изучение поведения птиц // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962. Вып. 3. С. 17-26.
- Крушинский Л.В. Генетика и фенотипика поведения животных // Актуальные проблемы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 281-300.
- Крушинский Л.В. Есть ли разум у животных? // Природа. 1968. № 8. С. 2-15.
- Крушинский Л.В. Физиолого-генетическое изучение элементарной рассудочной деятельности животных // Журн. высш. нервн. деятельности им. И.П. Павлова. 1970а. Т. 20, вып. 2. С. 363-378.
- Крушинский Л.В. Сравнительно-физиологическое изучение элементов рассудочной деятельности у животных // Там же. 1970б. Т. 20, вып. 5. С. 880-895.
- Крушинский Л.В. Роль элементарной рассудочной деятельности в эволюции групповых отношений животных // Вопр. философии. 1973. № 11. С. 120-131.
- Крушинский Л.В. Возможный механизм рассудка // Природа. 1974. № 5. С. 23-33.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности // Эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения. М.: Изд-во МГУ, 1977. 270 с.
- Крушинский Л.В. Поведение волков // Поведение волка: Сб. науч. тр. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1980. С. 6-14.
- Крушинский Л.В., Дашевский Б.А., Крушинская Н.Л., Дмитриева И.Л. Исследование способности дельфинов *Tursiops truncatus* к оперированию эмпирической мерностью фигур // Докл. АН СССР. 1972. Т. 204, № 3. С. 755-758.
- Крушинский Л.В., Доброхотова Л.П. Влияние щитовидной железы на частоту смертей при шоково-геморрагических состояниях, вызываемых сильными звуковыми раздражителями // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1957. № 8. С. 46-49.
- Крушинский Л.В., Дыбан А.П., Полетаева И.И. и др. Способность к экстраполяции у лабораторных мышей с Робертсоновскими транслокациями хромосом // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231, № 3. С. 759-761.
- Крушинский Л.В., Молодкина Л.Н., Пригожина Е.Л., Шабад Л.М. Изучение роли нервной травмы в развитии злокачественных опухолей // Журн. высш. нервн. деятельности им. Павлова. 1954. Т. 4, вып. 6. С. 877-881.
- Крушинский Л.В., Молодкина Л.Н., Сотская М.Н., Боровик А.А. Изучение роли разных условий воспитания животных в проявлении способности к решению экстраполяционной задачи // XXIV совещ. по пробл. высш. нервн. деятельности. М., 1974. С. 74-75.
- Крушинский Л.В., Молодкина Л.Н., Флесс Д.А. и др. Сравнительно-физиологическое и

- генетическое изучение сложных форм поведения (экстраполяционные рефлексy) // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1968. № 3. С. 8-19.
- Крушинский Л.В., Парфенов Г.П. Экстраполяционные рефлексy у уток // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1959. Вып. 2. С. 59-62.
- Крушинский Л.В., Попова Н.П. Решение логической задачи человеком в постнатальном онтогенезе // Докл. АН СССР. 1978. Т. 240, № 4. С. 997-999.
- Крушинский Л.В., Пушкарская Л.П., Молодкина Л.Н. Экспериментальное изучение кровоизлияний в головной мозг под влиянием нервной травмы // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1953. № 12. С. 25-44.
- Крушинский Л.В., Семиохина А.Ф. О возможном механизме замещающих движений у крыс // Журн. высш. нервн. деятельности. 1973. Т. 23, вып. 6. С. 1280-1291.
- Крушинский Л.В., Стешенко А.П., Молодкина Л.Н. Предохраняющее влияние вдыхания углекислого газа на развитие шоково-геморрагических состояний // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1960. № 2. С. 73-77.
- Крушинский Л.В., Флесс Д.А. Искусственное усиление обоняния у служебных собак // Журн. высш. нервн. деятельности им. И.П. Павлова. 1959. Т. 9, вып. 2. С. 284-290.
- Крушинский Л.В., Флесс Д.А., Молодкина Л.Н. Изучение запредельного торможения методом звуковых раздражений // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1952. Т. 33, вып. 4. С. 13-16.
- Крушинский Л.В., Чуваев А.В., Волкинд Н.Я. Новые данные по изучению чутья у собак // Зоол. журн. 1946. Т. 25. вып. 4. С. 373-382.
- Ленц А.К. Поведение душевнобольных с точки зрения физиологии высшей нервной деятельности // Сборник, посвященный 75-летию академика И.П. Павлова. М.: Л.: Госиздат. 1925. С. 307-314.
- Ливанов М.Н. Применение электронно-вычислительной техники к анализу биоэлектрических процессов головного мозга // Биологические аспекты кибернетики. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 112-121.
- Лобачев С.В. К вопросу об изучении лайки // Собаководство. 1929. № 4. С. 10-11; № 5. С. 8-9; № 6. С. 710.
- Лукин Е.И. Дарвинизм и географические закономерности изменения организмов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 312 с.
- Лукина Е.В. Голосовые реакции воробьиных птиц // Природа. 1957. № 4. С. 34-41.
- Мазинг Р.А. Изменчивость и наследственность фотореакций у мух *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биологии. 1943. Т. 4, № 4. С. 209-231.
- Мазинг Р.А. Выбор среды для кладки яиц у мух *Drosophila melanogaster* // Докл. АН СССР. 1945. Т. 47, № 2. С. 289-301.
- Майоров Ф.П. Устранение гипнотического состояния у собак при помощи брома // Тр. Физиол. лаб. академика И.П. Павлова. 1933. Т. 5. С. 133-146.
- Макридин В.П. Полярный волк // Охота и охотничье хоз-во. 1976. № 4. С. 10-12.
- Малиновский А.А. Физиологические источники корреляции в строении человеческого организма // Журн. общ. биологии. 1945. Т. 6, № 4. С. 235-258.
- Милованов В.К., Смирнов-Угрюмов Д.В. Проблема рационального использования племенных производителей в свете учения акад. И.П. Павлова // Вестн. с.-х. науки. Животноводство. 1940. Вып. 5. С. 138-153.
- Мозжухин А.С. Функциональное состояние коры головного мозга и органов чувств при проникающем ранении черепа: Дис. ... канд. биол. наук. Л.; 1946.
- Морган К.Л. Привычка и инстинкт. СПб.: Павленков, 1899. 315 с.
- Мызников Н.М. Чувствительность обонятельного анализатора служебных собак и методы ее повышения // Журн. высш. нервн. деятельности. 1958. Т. 8, вып. 5. С. 744-750.
- Монтцинг А. Генетика. М.: Мир, 1967. 610 с.
- Наметкина А.М. Влияние фенамина на высшую нервную деятельность собак разных типов нервной системы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1955. 20 с.

- Напалков А.В. Изучение закономерностей выработки сложных систем условных рефлексов // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1958. № 2. С. 75-85.
- Образцова Г.А. Вопросы онтогенеза высшей нервной деятельности. М.; Л.: Наука, 1964, 202 с.
- Огнев С.И. Календарь охоты. М.: МОИП, 1950. 480 с.
- Оливеро А. Генетический анализ обучения у мышей: Экспериментальный подход к исследованию индивидуальной изменчивости поведения // Актуальные проблемы генетики поведения. Л.: Наука, 1975. С. 71-97.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. Пер. с англ. М.: Мир, 1973. 227 с.
- Орбели Л.А. Лекции о работе нервной системы. М.; Л.: Биомедгиз, 1938. 312 с.
- Очинская Е.И. Изучение экстраполяции направления движения пищевого раздражителя у рыб-бентофагов // Вопр. ихтиологии. 1969. Т. 9, № 6. С. 1104-1109.
- Очинская Е.И. Изучение сложных форм поведения у рыб и рептилий: (Реакция экстраполяции): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 22 с.
- Павлов Б.В. Влияние фенамина на высшую нервную деятельность собак // Физиол. журн. 1950. Т. 36, № 3. С. 271-282.
- Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. М.; Л.: Огиз, 1927. 371 с.
- Павлов И.П. Общие типы высшей нервной деятельности животных и человека // Последние сообщения по физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 5-41.
- Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. 6-е изд. М.; Л.: Биомедгиз, 1938. 771 с.
- Павлов И.П. Рефлекс цели: Сообщ. на III съезде по эксперим. педагогике в Петрограде 2 янв. 1916 г. // Полн. собр. тр. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949а. Т. 3. С. 242-247.
- Павлов И.П. Выступление 14 ноября 1934 г. на "Павловских средах" // Павловские среды. Протоколы и стенограммы физиологических бесед. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949б. Т.2. 544 с.
- Павлов И.П. Полное собрание сочинений. М.: Изд-во АН СССР. 1952. Т. 5. 391 с.
- Павлов И.П., Петрова М.К. Анализ некоторых сложных рефлексов собаки. Относительная сила центров и их заряджение // Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. Л.: Биомедгиз, 1938. С. 317-325.
- Павлов М.П. О волках-людоедах // Охотничьи просторы. М.: Физкультура и спорт, 1965. С. 106-114.
- Пенфилд У., Джаспер Г. Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга человека: Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1958. 482 с.
- Петрова М.К. Взаимоотношение раздражительного и тормозного процессов у собак различного типа нервной системы // Тр. Физиол. лаб. академика И.П. Павлова. 1928. Т. 3, вып. 2. С. 53-80.
- Петрова М.К. К механизму действия брома // Там же. 1933. Т. 5. С. 81-96.
- Поляков Г.И. Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека. М.: Медицина, 1973. 308 с.
- Промптов А.Н. Птицы в природе. М.: Учпедгиз, 1937. 380 с.
- Промптов А.Н. Эксперименты по изучению экологической пластичности некоторых видов птиц // Зоол. журн. 1938. Т. 17, вып. 3. С. 533-539.
- Промптов А.Н. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // Докл. АН СССР. 1940. Т. 27, № 2. С. 171-175.
- Промптов А.Н. Голосовая имитация птиц как одно из специфических свойств их высшей нервной деятельности // Там же. 1944. Т. 45, № 6. С. 278-281.
- Промптов А.Н. Об условнорефлекторных компонентах в инстинктивной деятельности птиц // Физиол. журн. 1946. Т. 32, № 1. С. 48-62.
- Промптов А.Н. Об эволюционно-биологических особенностях ориентировочной реак-

- ции у некоторых экологически специализированных видов птиц // Тр. Ин-та эволюц. физиологии и патологии им. И.П. Павлова. 1947. Т.1. С. 247—258.
- Промптов А.Н. О физиологическом механизме и биологических факторах формирования пищевых биоконплексов активности у птиц // Тринадцатое совещ. по физиол. пробл., посвящ. памяти И.П. Павлова: Тез. докл. Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 80-82.
- Промптов А.Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 311 с.
- Промптов А.Н., Лукина Е.В. Условнорефлекторная дифференцировка позывов у воробьиных птиц и ее биологическое значение // Докл. АН СССР. 1945. Т. 46, № 9. С. 422—424.
- Равич-Щерба И.В. Генотипическая обусловленность свойств нервной системы и проблема их устойчивости // Материалы симпоз. "О диагностике психического развития личности". Таллинн, 1974. С. 109—129.
- Рикман В.В. Нарушение нервной деятельности собаки под влиянием сильных посторонних раздражителей // Тр. Физиол. лаб. акад. Павлова. 1928. Т. 3, вып. 1. С. 19—34.
- Рогинский Я.Я. Проблема происхождения *Homo sapiens*: (По данным работ последнего двадцатилетия) // Успехи соврем. биологии. 1938. Т. 9, № 1. С. 115—136.
- Рожанский Н.А. О взаимоотношении коркового и подкоркового торможения // Тез. докл. науч. сес., посвящ. десятилетю со дня смерти И.П. Павлова. Л., 1946. С. 11—12.
- Рожанский Н.А. Пути изучения поведения в подкорково-стволовой части головного мозга // VII Всесоюз. съезд физиологов, биохимиков и фармакологов: Доклады. М.: Медгиз, 1947. С. 198—200.
- Розенталь И.С. К характеристике ориентировочного и оборонительного рефлексов // Арх. биол. наук. 1930. Т. 30, вып. 1. С. 119—124.
- Розенталь И.С. Воспитание и нервный тип // Там же. 1936. Т. 12, вып. 2. С. 5—8.
- Романова Л.Г. Генетическое изучение повышенной чувствительности к звонку у крыс // Актуальные проблемы генетики поведения / Под ред. В.К. Федорова, В.В. Пономаренко, Л.: Наука, 1975. С. 136—145.
- Рябов Л.С. Гибриды волка с собакой // Охота и охотничье хоз-во. 1936. № 11. С. 29—30.
- Рябов Л.С. Отношение хоперских волков к домашним животным и диким копытным. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 3. С. 6—15.
- Савинов Г.В., Крушинский Л.В., Флесс Д.А., Валерштейн Р.А. Опыт использования математического моделирования для изучения взаимоотношения процессов возбуждения и торможения // Биологические аспекты кибернетики. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 92—102.
- Садовникова-Кольцова М.П. Генетический анализ способностей крыс // Журн. эксперим. биологии и медицины. 1925. Т. 1, № 1. С. 40—58.
- Садовникова-Кольцова М.П. Генетический анализ способностей крыс // Там же. 1928. Т. 4, № 1. С. 65—76.
- Садовникова-Кольцова М.П. Генетический анализ психических способностей крыс // Там же. 1931. Т. 7, № 3. С. 265—283.
- Садовникова-Кольцова М.П. Генетический анализ психических способностей крыс // Биол. журн. 1933, Т. 2, № 2/3. С. 184—195.
- Садовникова-Кольцова М.П. Генетический анализ психических способностей крыс // Там же. 1934. Т. 3, № 4. С. 669—677.
- Светухина В.М. К вопросу о цитоархитектонической дифференцировке переднего мозга птиц // Тез. докл. II Всесоюз. орнитол. конф. М., 1959. Ч. 1. С. 27—29.
- Северцов А.Н. Эволюция и психика. М.: МОИП, 1922. 54 с.
- Семюхина А.Ф., Забелин С.И. Влияние качества стимула на осуществление реакции экстраполяции // XXIV совещ. по пробл. высш. нерв. деятельности. М., 1974. С. 88.

- Семиохина А.Ф., Цурита П. Электрофизиологическое исследование запредельного торможения на модели аудиогенной эпилепсии // Физиол. журн. СССР. 1974. Т. 60, № 5. С. 695—701.
- Семиохина А.Ф., Очинская Е.И., Рубцова Н.Б., Крушинский Л.В. Новое в изучении экспериментальных неврозов, вызванных перенапряжением высшей нервной деятельности // Докл. АН СССР. 1976. Т. 231, № 2. С. 503—505.
- Серейский М.Я. Стимуляторы нервной системы. М.: Медгиз, 1943. 124 с.
- Смирнов Н.А. Основы стандартизации собак и стандарт ездовых по сравнению с другими лайками // Тр. Аркт. ин-та. 1936. Т. 56: Биология. С. 101—177.
- Соколов В.Е., Крушинский Л.В., Мычко Е.Н., Шубкина Л.В. Некоторые особенности возрастной динамики реакции волков на собак // Поведение волка: Сб. науч. тр. М.: ИЭМЭЖ, 1980. С. 15—29.
- Сотская М.Н. Сравнительное изучение способности к экстраполяции *Vulpes vulpes* и *V. fulvus* (мутантные формы), *Carnivora* // I Междунар. конгр. по млекопитающим: Тезисы. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 2. С. 222.
- Сотская М.Н. Сравнительный анализ элементарной рассудочной деятельности по тесту способности к экстраполяции направления движения пищевого раздражителя у представителей семейства *Canidae*: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1976.
- Сперанский А.Д. Трусость и торможение // Тр. II Всесоюз. съезда физиологов. Л., 1926. С. 167—168.
- Сперанский А.Д. Влияние сильных разрушительных раздражителей на собаку тормозного типа нервной системы // Тр. Физиол. лаб. акад. И.П. Павлова. 1927. Т. 2, вып. 1. С. 3—24.
- Стещенко А.П. Решение экстраполяционных задач ящерицами *Lacerta viridis* // Вест. МГУ. Биология, почвоведение. 1969. № 6. С. 112—114.
- Строгая Е.З. Изменчивость высшей нервной деятельности у собак // Тр. Физиол. лаб. И.П. Павлова. 1938. Т. 3. С. 102—120.
- Тимофеев-Ресовский Н.В. Обратные геновариации и изменчивость гена в разных направлениях // Журн. эксперим. биологии. А. 1930. Т. 6, вып. 1. С. 3—8.
- Тимофеева Т.А. Ход работы по изучению экспериментальной генетики высшей нервной деятельности // IX совещ. по физиол. пробл. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 81—85.
- Тинберген Н. Мир серебристой чайки: Пер. с англ. М.: Мир, 1974. 272 с.
- Уотсон Дж.Б. Психология как наука о поведении: Пер. с англ. Одесса: Госиздат Украины, 1926. 398 с.
- Ухтомский А.А. Собрание сочинений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1945. Т. 4. 221 с.
- Фаддеева В.К. Влияние фенамина на деятельность высших отделов центральной нервной системы животных (белых крыс) // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1951. Т. 1, вып. 2. С. 165—182.
- Федоров В.К. Старческие изменения подвижности нервных процессов // Физиол. журн. СССР. 1951. Т. 37, № 4. С. 446—452.
- Федоров В.К. Влияние тренировки нервной системы родителей на подвижность нервных процессов потомков (у мышей) // Тр. Ин-та физиологии им. И.П. Павлова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 2. С. 276—286.
- Федоров В.К. Влияние тренировки нервной системы мышей на высшую нервную деятельность потомков четвертого поколения // Там же. 1956. Т. 5. С. 135—144.
- Федоров В.К. Современное состояние генетики поведения // Журн. высш. нерв. деятельности. 1956. Т. 16, вып. 1. С. 39—51.
- Флесс Д.А. Изучение высшей нервной деятельности и чутья у собак розыскной службы: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1952.
- Фролов Ю.П. Пассивно-оборонительный рефлекс и его последствия // Сборник, посвященный 75-летию академика И.П. Павлова. Л.: Госиздат, 1924. С. 331—337.
- Фролов Ю.П. Дальнейшие материалы к учению о типах высшей нервной деятельности // Тр. III Всесоюз. съезда физиологов. 1928. 1. Вып. 25. С. 11—12.

- Цитович И.С. Происхождение и образование натуральных условных рефлексов: Дис. СПб., 1911.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 231 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: (Теория стабилизирующего отбора). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 528 с.
- Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики? М.: Изд-во иностр. лит., 1947.
- Штодин М.П. Новые данные в изучении высшей нервной деятельности // IX совещ. по физиол. пробл., посвященное 5-летию со дня кончины И.П. Павлова: Тез. докл. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 102—103.
- Эфроимсон В.П. К биохимической генетике интеллекта // Природа. 1976. № 9. С. 62—73.
- Anderson O. The spontaneous neuro-muscular activity of various pure breeds of dog and of interbreed hybrids of the first and second generation // Amer. J. Physiol. 1939. Vol. 126, N 3. P. 422—423.
- Aröns Kappers C.U., Huber G.C., Crosby E.C. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. N.Y.: Macmillan, 1936. Vol. 2. 1436 p.
- Baerends G.P., Baerends van Roon J.M. An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes // Behaviour. Suppl. 1950. N 1. P. 1—242.
- Baeumer E. Die Lebensart des Haushuhnes // Ztschr. Tierpsychol. 1955. Bd. 12. 387 S.
- Baeumer E. Verhaltensstudie über das Haushuhn dessen Lebensart // Ibid. 1959. Bd. 16. S. 284.
- Bagg J. Individual differences and family resemblances in animal behaviour // Amer. Natur. 1916. Vol. 50, № 592. P. 222—236.
- Barcroft J., Barron D.H. Movement in the mammalian foetus // Ergebn. Physiol. 1939. Bd. 42. S. 107.
- Bateson P.P.G. Imprinting // The ontogeny of vertebrate behaviour. N.Y.; L.: Acad. press, 1973. P. 369—387.
- Beach F. The neural basis of innate behaviour. I. Effect of cortical lesions upon the maternal behaviour pattern in the rat // J. Comp. Physiol. 1937. Vol. 24. P. 393—434.
- Broadhurst P.L., Jinks J.L. Stability and change in the inheritance of behaviour: A further analysis of statistics from a diallel cross // Proc. Roy. Soc. London B. 1966. Vol. 165. P. 450—472.
- Brody E.G. Genetics basis of spontaneous activity in the albino rat // Comp. Psychol. Monogr. 1942. Vol. 17, № 5. P. 1—24.
- Brüll H. Das Leben deutscher Greivögel. Jena: Fischer, 1937.
- Bukhardt D., Schleidt W., Altner H. Introduction // Signale in der Tierwelt. München: Moos, 1966. P. 9—16.
- Burlingame M. Literature on the heredity of behaviour traits in animals // Psychol. Bull. 1927. Vol. 24, № 1. P. 62—68.
- Busnel R.G. Quelques exemples de phonocomportements en presence d'un signalacoustique chez differentes especes animales // Acoustic behaviour of animals. Amsterdam: Elsevier, 1963. 118 p.
- Busnel R.G., Giban J., Gramet Ph. et al. Interspécificité de signaux acoustiques ayant une valeur sémantique pour de Corvidés europeens et nord-américains // C. r. Acad. sci. 1957. Vol. 245. P. 105—108.
- Caspari E. Introduction to part I and remarks on evolutionary aspects of behaviour // Behaviour-genetic analysis / Ed. J. Hirsh. N. Y.; L.; Sydney: McGraw-Hill, 1967. P. 3—9.
- Cheni C. Die endocrine Factoren der Mutterliebe und die psychische Feminierung von Männchen // Schweiz. Arch. Neurol. und Psychiat. 1927. Bd. 21, H. 1. S. 48—60.
- Coburn C.A. Heredity of wildness and savageness in mice // Behav. Monogr. 1922. Vol. 4 (5). P. 1—71.

- Coghill G.E.* Anatomy and the problem of behaviour. L.; N. Y.: Cambridge Univ. press, 1929.
- Cole L.S., Ibsen H.L.* Inheritance of Congenital Palsy in Guinea Pigs // Amer. Natur. 1920. Vol. 54. P. 130–151.
- Collins R.L.* A new genetic locus mapped from behavioural variation in mice: Audiogenic seizure prone (asp) // Behav. Genet. 1970. Vol. 1. P. 99–109.
- Collins R.L., Fuller J.L.* Audiogenic seizure prone (asp) a gene affecting behavior in linkage group VIII of the mouse // Science. 1968. Vol. 162. P. 1137–1139.
- Craig W.* Appetites and aversions as constituents of instincts // Biol. Bull. 1918. Vol. 34. P. 91.
- Craig W.* The song of the Wood pewee (*Myiochanes virens* L.) // A study of bird music. N. Y.: State Mus., 1943. 55 p. (State Mus. Bull.; № 334).
- Davis M.* Imitation: A review and critique // Perspectives in ethology / Ed. P.P.G. Bateson, P.H. Klopfer. L.: Plenum press, 1973. P. 342–372.
- Dawson W.M.* Inheritance of wildness and tameness in mice // Genetics. 1932. Vol. 17, N 3. P. 296–326.
- Digler W.C.* Excepts from the comparative ethology of the african parrot genus *Agapornis* // Reading in animal behaviour. N. Y.; L.: Winston, 1965. P. 511–531.
- Donaldson H.H.* The rat. Philadelphia: Mem. Wist. Inst. 1924. 526 p.
- David A.R., Himwich W.A., Davis I.M.* Some free amino acids in dog brain during development // J. Neurochem. 1965. № 12. P. 901–906.
- Eibl-Eibesfeldt I.* Angeborenes und Erwerbenes in Verhalten einiger Snger // Ztschr. Tierpsychol. 1963. Bd. 20, H. 6. S. 705–754.
- Eibl-Eibesfeldt I.* Grundriss der vergleichenden Verhaltensforschung. Mnchen: Piper, 1967. 528 S.
- Erhardt K.* Beitrge zur Hypophysen vor der Lappenreaktion unter besonderer Bercksichtigung der Ascheim-Zondekschen Schwangerschaftsreaktion // Klin. Wochenschr. 1929. Bd. 44. S. 39.
- Fox M.D.* Overview and critique of stages and periods in canine development // Develop. Psychobiol. 1971. Vol. 4 (1). P. 37–54.
- Fox M.W.* Behaviour in wolfs, dogs and related canids. L.: Cape, 1971. 214 p.
- Fox M.W., Spencer J.* Development of exploratory behaviour in the dog: Age or experience dependent // Develop. Psychobiol. 1969. Vol. 2. P. 68–74.
- Frank D.* The genetic basis of evolutionary changes in behavioural patterns // The genetics of behaviour / Ed. J.H.F. van Abeelen. Amsterdam: North-Holland, 1974. P. 119–140.
- Fuller J.L., Thompson W.R.* Behaviour genetics. N.Y.; L.; Sydney: McGraw-Hill, 1960. 240 p.
- Goldschmidt R.* Physiological genetics. N.Y.: McGraw-Hill, 1938.
- Gottlieb G.* Ontogenesis of sensory function in bird and mammals // The biopsychology of development / Ed. E. Tobach, L.R. Aronson, E. Shaw. N.Y.; L.: Acad. press, 1971. P. 67–128.
- Gramet P.* Recherches acoustiques sur les Corbeaux // Nature. 1959. N 3286.
- Haecker V.* Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse: (Phnogenetik). Jena: Fischer, 1918. 344 S.
- Haecker V.* Aufgaben und Ergebnisse der Phnogenetik // Genet. Bull. 1925. Bd. 1. S. 20–27.
- Hamburger V.* Development of embryonic motility // The biopsychology of development / Ed. E. Tobach, L.R. Aronson, E. Shaw. N.Y.; L.: Acad. press, 1971. P. 45–66.
- Hartley P.H.T.* An experimental analysis of interspecific recognition // Symp. Soc. Exp. Biol. 1950. Vol. 4. P. 313–327.
- Hebb D.O.* The organization of behaviour. N.Y.: Wiley, 1949. 335 p.
- Heinroth O., Heinroth M.* Die Vgel Mitteleuropas. B., 1924–1933.
- Heinroth O.* Reflektorische Bewegungen bei Vgeln // J. Ornithol. 1918. Bd. 66, N 1/2. S. 39–49.

- Heinroth O.* Aus dem Leben der Vögel. B.: Springer, 1938.
- Henderson N.D.* Genetics influences on the behaviour of mice be obscured by laboratory rearing // *J. Comp. Physiol. Psychol.* 1970. Vol. 72, N 3. P. 505-511.
- Henderson N.D.* Brain weight changes resulting from enriched rearing condition a diallel analysis // *Develop. Psychobiol.* 1973. Vol. 6, N 4. P. 367-376.
- Herrick C.J.* Neurological foundations of animal behaviour / Ed. C. Judson Herruck. N.Y.: Holst, 1924. 334 p.
- Hess E.H.* Imprinting, an effect of early experience // *Science.* 1959. Vol. 130. P. 133-141.
- Hinde R.A.* Alternative motor patterns in chaffinch song // *Anim. Behav.* 1958. Vol. 6, N 3/4. P. 211-218.
- Hinde R.A.* Animal behavior: A synthesis of ethology and comparative psychology. 2nd ed. L.: McGraw-Hill, 1970. 876 p.
- Hirsch J.* Behavior-genetic analysis. N.Y.; Sydney: McGraw-Hill, 1967. 522 p.
- Hoffmann F.B.* Die Lehre vom Raumsinn des Auges. B.: Springer, 1925.
- Holst E., Saint Paul U.* Vom Wirkungsgefüge der Triebe // *Naturwissenschaften.* 1960. Bd. 47, H. 18. S. 409-422.
- Hotta Y., Benzer S.* Genetic dissection of the *Drosophila* nervous system by means of mosaics // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1970. Vol. 67. P. 1156-1163.
- Hubel D.N., Wiesel T.N.* Receptive field studies in the visual system of new-born and monocularly deprived kittens // *Acta psychol.* 1964. Vol. 23. P. 304-305.
- Humphrey E.S. J.* *Hered.* 1934. Vol. 25, N 3.
- Huxley J.S.* Evolution. The modern synthesis / Ed. J. Huxley. N.Y.; L.: Harper, 1942. 645 p.
- Ikeda K., Kaplan W.* Patterned neural activity of a mutant *Drosophila melanogaster* // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1970a. Vol. 66, N 3. P. 767-773.
- Ikeda K., Kaplan W.* Unilaterally patterned neural activity of gynandromorphs, mosaic for neurological mutant of *Drosophila melanogaster* // *Ibid.* 1970b. Vol. 67, N 3. P. 1480-1487.
- James W.T.* Morphological form and its relation to behaviour. Section IV // *Amer. Anat. Mem.* 1941. Vol. 19. P. 525-643.
- Kaspari E.* Differentiation and pattern formation in the development of behaviour // *The biopsychology of development* / Ed. E. Tobach, L.R. Aronson, E. Shaw. N.Y.; L.: Acad. press, 1971. P. 3-15.
- Keeler C., King H.D.* Multiple effects of coat color genes in the norway rat, with special reference to temperament // *J. Comp. Psychol.* 1942. Vol. 34. N 2. P. 24-250.
- Koehler O.* "Zählende" Vögel und vorsprachliches Denken // *Zool. Suppl.* 1949. Vol. 13. P. 129-238.
- Koehler O.* Die Beziehung Mensch-Tier // *Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. Kanton Aargau.* 1960. Bd. 3. S. 44-57.
- Köhler W.* Intelligenzprüfungen an Menschenaffen. B.: Springer, 1921.
- Konopka R., Benzer S.* Clock mutants of *Drosophila melanogaster* // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1971. Vol. 68, N 9. P. 2112-2116.
- Kramer G., St. Paul. U. von.* Über angeborenes und erworbenes Feinderkennen beim Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula*) // *Behaviour.* 1951. Vol. 3, N 4. P. 243-251.
- Krushinskii L.V.* Problems of comparative psychology. Comparative psychology at issue // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1973. Vol. 223. P. 77-83.
- Kung C.* Genetic dissection on the excitable membrane of *Paramecium* // *Symp. Behav. Genet. XIII Intern. Congr. Genet.* 1975. P. 423-431.
- Kuo Z.Y.* Ontogeny of embryonic behaviour in Aves. III. The structural and environmental factors in embryonic behaviour // *J. Comp. Psychol.* 1932. Vol. 13, N 2. P. 245-272.
- Lashley K.* Experimental analysis of instinctive behaviour // *Psychol. Rev.* 1938. Vol. 45, N 6. P. 445-471.
- Léhrman D.S.* Interaction of hormonal and experiential influences on development of behaviour // *J. Ornithol.* 1935. Vol. 83. P. 319.
- Leopold A.S.* The nature of heritable wildness in turkeys // *Condor.* 1944. Vol. 46, N° 4, P. 133-197.

- Lipsitt L.* Learning capacities of the human infant // *Brain and early behaviour* / Ed. R.J. Robinson. L.; N.Y.: Acad. press, 1969. P. 227-249.
- Lorenz K.* Der Kumpan in der Umwelt des Vogels // *J. Ornithol.* 1935. Bd. 83. S. 137-413.
- Lorenz K.* Über die Bildung des Instinktbegriffes // *Naturwissenschaften.* 1937. Bd. 25. S. 289-300, 307-318, 325-331.
- Lorenz K.* Über die Bildung des Instinktbegriffes // *Ibid.* 1937. Bd. 25, H. 19. S. 289-300; H. 20. S. 307-318; H. 21. S. 325-331.
- Lorenz K.* Vergleichende Verhaltensforschung // *Verh. Dt. Zool. Ges.* 1939. Bd. 41. S. 69-102.
- Lorenz K.* The comparative method in studying innate behavior // *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1950. Vol. 4. P. 221-268.
- Lorenz K.* The objectivistic theory of instinct // *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme.* P., 1956.
- Lorenz K.* Evolution and modification of behaviour. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1965. 121 p.
- Lorenz K.* On aggression. N.Y.: Harcourt, Brace and Word, 1966. 306 p.
- Mandel P., Rein H., Harth-Edel S., Mandel R.* Distribution and metabolism of ribonucleic acid in the vertebrate C.N.S. // *Comparative neurochemistry* / Ed. D. Richter. N.Y.: Pergamon press, 1962. P. 149-163.
- Marchlewski T.* Genetic studies on the domestic dog // *Bull. intern. Acad. Polon. sci. et lett. Cracovie. B.*, 1930. Vol. 2. P. 117-145.
- Marler P., Mundinger P.* Vocal learning in birds // *Ontogeny of vertebrate behaviour* / Ed. H. Malts. N.Y.; L.: Acad. press, 1971. P. 389-450.
- Matthews S.* A study of the chronometer factor in bird navigation // *J. Exp. Biol.* 1955. Vol. 32. P. 39-58.
- McClearn G.E., de Fries J.C.* Introduction to behavioural genetics. San Francisco: Freeman, 1973. 349 p.
- Mech D.L.* The wolf. The ecology and behaviour of an endangered species. N.Y.: Natural Hist. press, 1970. 834 p.
- Noble C.K., Curtis B.* The social behavior of the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1939. Vol. 76. P. 1-46.
- Papousek H.* Individual variability in learning in human infant // *Brain and early behaviour* / Ed. R.J. Robinson. L.; N.Y.: Acad. press, 1969. P. 251-266.
- Pawlowski A., Scott J.P.* Hereditary differences in the development of dominance in litters of puppies // *J. Comp. Physiol.* 1956. Vol. 49, N 4. P. 353-358.
- Penfield W.* Epileptic automatism and the centrocephalic integrating system // *J. Res. Nerv. Ment. Dis. Proc.* 1950. Vol. 1, N 30. P. 513-528.
- Penfield W.* Speech, perception and uncommitted cortex // *Brain and conscious experience* / Ed. H.C. Eccles. B.; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1966. 369 p.
- Phillips J.C.* Note on wildness in ducklings // *J. Amer. Behav.* 1912. Vol. 2. P. 365-366.
- Powel E.W.* Limbic projection to the thalamus // *Exp. Brain Res.* 1973. Vol. 17. P. 304-401.
- Rensch B.* Evolution above the species level. Columbia: Univ. press, 1960. 540 p.
- Riddle O.* Factors in the development of sex and secondary sexual characteristics // *Psychol. Rev.* 1931. Vol. 38, N 11. P. 63-106.
- Riddle O.* Aspect and implication of the hormonal control of the maternal instinct // *Proc. Amer. Philos. Soc.* 1935. Vol. 75, N 6. P. 521-525.
- Rundquist E.* Inheritance of spontaneous activity in rats // *J. Comp. Psychol.* 1933. Vol. 16, P. 415-438.
- Scherrer J.* Electrophysiological aspects of cortical development // *Progr. Brain Res.* 1968. Vol. 22. P. 480-489.
- Schmidt B.* Zur Psychologie hundeartiger-Tiere // *Natur und Volk.* 1940. Bd. 70, N 6. S. 279-292.
- Scott W.E.D.* An account of some experiments in rearing wild finches by foster parent birds // *Science.* 1904. Vol. 19, N 473. P. 495.

- Scott J.P., Fuller J.L.* Genetics and social behaviour of the dog. Chicago; L.: Univ. Chicago press, 1965. 349 p.
- Sherrington C.S.* The integrative action of the nervous system. L.: Constable, 1947. 454 p. (Siliman Mem. Lect.).
- Sidman R., Green M., Appeln S.* The catalogue of neurological mutants of the mice. Cambridge: Univ. press, 1965. 360 p.
- Thorne F.C.* The inheritance of shiness in dogs // *J. Genet. Psychol.* 1944. Vol. 65. P. 275–279.
- Thorpe W.H.* The process of song-learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph // *Nature*. 1954. Vol. 173. P. 465–469.
- Thorpe W.H.* Learning and instinct in animals. 2nd ed. L.: Methuen, 1958.
- Tinbergen N.* An objectivistic study of innate behaviour of animals // *Bibl. biotheor.* 1942. Vol. 1. P. 40–98.
- Tinbergen N.* The hierarchial organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour // *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1950. Vol. 4. P. 305–312.
- Tinbergen N.* The study of instinct. Oxford: Clarendon press, 1951. 228 p.
- Tolman E.C.* Inheritance of maze-learning ability in rats // *J. Cop. Psychol.* 1924. Vol. 4, N 1. P. 1–18.
- Trimble H.C., Keeler C.E.* Preference of dalmation dogs for particular position in coach running and inheritance of this character // *Nature*. 1939. Vol. 7, N 4. P. 671–672.
- Utsurikawa W.A.* Temperamental differences between outbred and inbred strains in albino rat // *J. Anim. Behav.* 1917. Vol. 7. P. 111–128.
- Vicari E.M.* Mode of inheritance of reaction time and degrees of learning in mice // *J. Exp. Zool.* 1929. Vol. 54, N 1. P. 31–88.
- Volohov A.A.* Comparative studies of the functional development of analyser systems in animals in the process of ontogenesis // *Progr. Brain Res.* 1968. Vol. 22. P. 527–540.
- Weisner B.P., Sheard N.M.* Maternal behaviour in rats. L.: Oliver and Royd, 1933.
- Whiting P.W.* Reproductive reactions of sex mosaics of a parasitics wasp *Habrobracon juglandis* // *J. Comp. Psychol.* 1932. Vol. 24. P. 345–363.
- Whitman C.O.* Animal behaviour // *Biological lectures*. Woods Hole: Mar. Biol. Lab., 1899. P. 285–338.
- Whitney L.F.* Heredity of the trail barking propensity in dogs // *J. Hered.* 1929. Vol. 20, N 12. P. 561–562.
- Whitney L.F.* Inheritance of mental aptitudes in dogs // *Proc. VI Intern. Congr. Genet.* 1932. Vol. 2. P. 211–212.
- Whitney L.* The truth about dogs. N.Y.: Nelson, 1959. 184 p.
- Wickler W.* How do animals communicate? // *Univ. German Rev. Arts Sci.* 1971. Vol. 13, N 4. P. 337–344.
- Woolpy I.H., Ginsburg B.E.* Wolf socialization: A study of temperament in a wild social species // *Amer. Zool.* 1967. Vol. 7. P. 357–363.
- Yerkes A.W.* Comparison of behaviour of stock and inbred albino rats // *J. Anim. Behav.* 1916. Vol. 6. P. 267–297.
- Yerkes R.M.* The heredity of savageness and wildness in rats // *Ibid.* 1913. Vol. 3. P. 286–296.

SUMMARY

L.V. Krushinsky (1911–1984) was the professor of Moscow University, member by correspondence of USSR Academy of Sciences, Lenin prize winner, the prominent soviet biologist. Two volumes of L.V. Krushinsky selected papers include works which are most important and most interesting for modern reader.

The first volume include his earlier investigations which are still important now. The book includes theoretical and experimental works on genetics and evolution of behavior, on phylo- and ontogenetics rules of behavioral development. The importance of nervous system excitability as the factor influencing the penetrance and expressivity of normal as well as pathological behavioral and physiological reactions was demonstrated. The origin of instincts is discussed, as well as the hereditary and environmental factors influencing the development of behavioral reactions. The concept of unitary reactions was introduced, these reactions being the result of inborn and acquired elements integration. The problems of individual development and evolutionary aspects of unitary reactions are presented.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Исследование по феногенетике признаков поведения у собак	7
Наследственное "фиксирование" индивидуально приобретенного поведения животных и происхождение инстинктов	32
Наследственность свойств поведения у животных	53
Наследование пассивно-оборонительного поведения (трусости) в связи с типами нервной системы у собак	72
Роль наследственности и условий воспитания в проявлении и выражении признаков поведения у собак	96
Корреляция между конституциональным строением тела и поведением собак	109
Искусственное усиление обоняния у служебных собак	113
Наследуются ли условные рефлексы?	122
Некоторые этапы интеграции в формировании поведения животных	128
Инстинкт	147
Этология	154
Изучение поведения птиц	160
Поведение волков	169
Генетика и феногенетика поведения животных	174
Некоторые актуальные вопросы биологии развития поведения	196
Физиолого-генетические проблемы сложных форм поведения в норме и патологии	216
Некоторые актуальные вопросы генетики поведения и высшей нервной деятельности	228
Эволюционно-генетические проблемы поведения животных и человека	239
Литература	245
Summary	258

Научное издание

КРУШИНСКИЙ
Леонид Викторович

**ЭВОЛЮЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
АСПЕКТЫ ПОВЕДЕНИЯ**

Избранные труды

*Утверждено к печати
Отделением физиологии Академии наук СССР*

Редактор издательства *А.М. Гидалевич*
Художник *А.Г. Кобрин*
Художественный редактор *Н.Н. Михайлова*
Технический редактор *Г.И. Астахова*
Корректор *Т.И. Шеновалова*

**Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах**

ИБ № 48595

**Подписано к печати 09.04.91. Формат 60 × 90 1/16
Бумага офсетная № 1. Гарнитура Пресс-Роман
Печать офсетная. Усл.печ.л. 16,5 + 0,1 вкл.
Усл.кр.-отт. 16,1. Уч.-изд.л. 19,6. Тираж 1050 экз.
Тип.зак. 1267. Цена 8 р. 20 к.**

**Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485,
Профсоюзная ул., д. 90**

**Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12**